

В. Б. Возжинская

Донные макрофиты



Белого моря

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ОКЕАНОЛОГИИ им. П.П. ШИРШОВА

В. Б. Возжинская

Донные макрофиты Белого моря

Ответственный редактор
член-кор. АН СССР М. В. ГОРЛЕНКО



МОСКВА
"НАУКА"
1986

В о з ж и н с к а я В.Б. Донные макрофиты Белого моря. — М.: Наука, 1986.

Приводятся результаты исследований донной флоры и прибрежной растительности Белого моря. Рассматриваются вопросы формирования биологической продуктивности, взаимосвязи запасов промысловых видов с климатическими факторами, рациональной эксплуатации растительных ресурсов. Дано фитогеографическое и фитоценоотическое районирование моря.

Для физиологов растений, альгологов, работников рыбной промышленности.

Табл. 27, ил. 53, библиогр. 433 назв.

Р е ц е н з е н т ы:

член-корреспондент АН СССР *А.А. Ничипорович*,
доктор биологических наук *А.Д. Зинова-Александрова*,
кандидат биологических наук *К.Н. Несис*

ВВЕДЕНИЕ

Значительная часть биологической продукции (70–80%) океана приходится на шельфовую зону, где заросли донных макрофитов (водоросли и травы) служат основными продуцентами прибрежных экосистем.

Значение донной растительности в жизни прибрежной зоны достаточно велико. Сформированная за вегетационный период растительная масса превращается в растворенное органическое вещество, в органический и неорганический детрит, используемый рыбами, а также моллюсками, амфиподами, изоподами, креветками и другими беспозвоночными. Детритный комплекс может использоваться и консументами более высокого ранга.

Растительные ресурсы широко используются в промышленности и в качестве пищевых объектов. Интенсивное использование биологических ресурсов океана и его краевых морей предполагает как фундаментальные исследования, так и рациональное использование и охрану окружающей среды в районах промысла. Для сохранения естественных ресурсов создаются хозяйства по искусственному разведению промысловых и полезных видов (Моисеев, 1983). Марикультура ценных форм, в том числе донных макрофитов, направленное регулирование их продуктивности являются актуальными задачами.

Особое значение имеют исследования по выявлению роли макрофитов в создании первичной продукции в шельфовой зоне океана и краевых морях (Зенкевич, 1963). Здесь доля фитобентоса в продуцировании органического вещества оказалась более значительной, чем фитопланктона (Асман, 1951; Раймонт, 1979). Высока продукция на шельфе умеренных зон океана, где пояс донной растительности образуют гигантские бурые водоросли порядков *Fucales* и *Laminariales* (kelp) (Гайл, 1936; Шапова, 1946; А. Зинова, 1962; Возжинская, Блинова, 1971; Ю. Петров, 1974; Chapman, 1962; Miyabe, Nagai, 1933; North, 1961; Scagel, 1961; Neushul, 1965; van den Hoek, 1975, 1982; Taylor, 1954, 1964; Setchell, 1920).

Для оценки роли фитобентоса в продуктивности краевых морей в качестве "полигона" было выбрано Белое море – полузамкнутый, почти континентальный бассейн. Его положение на границе умеренной и арктической географических зон с большим разнообразием и неоднородностью гидрометеорологических условий обуславливает значительное развитие донной растительности. Академик Л.А. Зенкевич (1963) и член-корреспондент АН СССР В.Г. Богоров (1965) рассматривали этот бассейн как переходный от моря к океану.

В Белом море ведется промысел донных водорослей. Для рационального промышленного использования растительных ресурсов бассейна и оценки их урожайности необходимо проведение комплексных исследований

структуры и функционирования донных растительных сообществ, системный анализ с оценкой видового состава донных макрофитов, выявления доминирующих форм, их вертикального и горизонтального количественного распределения, изучение сезонной и межгодовой изменчивости их зарослей, особенностей роста и развития, валовой и реальной продукции макрофитов всего водоема.

Выяснив эти аспекты исследований, можно представить достаточно полно макрофитобентос одного из высокобореальных морей океана. Закономерности, характерные для донного населения, растительности Белого моря, возможно, оказываются общими и для макрофитобентоса северо-умеренной подзоны океана (Зенкевич, 1947, 1963, 1977; Возжинская, 1979).

В последние десятилетия активизируется промысел донных водорослей — макрофитов. Неумеренный промысел донных растений может не только подорвать растительные ресурсы, но и рыболовство (воспроизводство рыб), промысел моллюсков и ракообразных. Пояс прибрежной растительности является естественной преградой для разрушающего действия штормов и циклонов и регулятором береговой абразии.

Особое беспокойство вызывает состояние естественных зарослей в районах старых промыслов. Есть опасения по поводу истощения ресурсов в результате их неумеренного использования. Нельзя планировать добычу промысловых видов макрофитов только на базе промышленных принципов, не учитывая биологических аспектов проблемы.

Изучение ресурсного потенциала, его динамики во времени позволит предотвратить последствия неконтролируемого использования ресурсов окружающей среды.

Разработка рационального использования природных растительных ресурсов (их заблаговременная и точная оценка эксплуатации) на разных уровнях должна сочетаться с защитой естественных экосистем, особенно прибрежных, как зоны местообитания и размножения беспозвоночных, рыб, птиц и млекопитающих.

ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ДОННОЙ ФЛОРЫ БЕЛОГО МОРЯ

Исследования донной флоры Белого моря насчитывают более 200 лет. Их вели в нескольких направлениях. Первое, флористическое, начиналось с двух сводок (Лепехин, 1775; Постельс, Рупрехт, 1840), где впервые приводятся описания 37 видов водорослей региона.

В результате интенсивного изучения Русского Севера во второй половине XIX в. список альгофлоры увеличивается до 76 видов, вся флора характеризуется как арктическая (Гоби, 1877, 1878; Kjellman, 1883; Börgesen, 1905). Продолжающиеся исследования Белого моря увеличивают список до 131 вида (Гайдуков, 1901; Сент-Илер, 1909—1916; Аверинцев, 1917; Якобсон, 1914; Е. Зинова, 1916, 1918, 1919, 1921, 1928). Пополнялся список и в последние 60 лет (Курсанов, 1927; Мейер, 1933, 1938; Мейер, Шапова, 1948; А. Зинова, 1935, 1944, 1948, 1949, 1950а, б, 1951, 1953, 1955; Калугина, 1957а, б, 1958, 1959, 1962; Блинова, 1969; Ю. Петров, 1957; Успенская, 1963; Виноградова, 1967, 1974; Возжинская, 1975, 1980).

К началу наших исследований изученной оказалась флора осушной зоны Белого моря. В меньшей степени была обследована его сублитораль, особенно северных побережий бассейна (Гурьянова, Ушаков, 1926; Гурьянова, 1948, 1957; Иванова, 1957; А. Зинова, 1961; Кусакин, 1967; Беллович, 1969). Флористическое направление отражено А.Д. Зиновой (1953, 1955) в двух обширных сводках-определителях водорослей северных морей СССР.

Другому, биономическому, направлению посвящен цикл работ (ботанических и зоологических). Распределение морской растительности Белого моря впервые на примере Соловецких островов описано Н.М. Книповичем (1891). Он выделил три зоны в бассейне: 1) литоральную, или фукусовую, 2) зону ламинарий и багрянок, отделенную глубоководной (3-й) зоной.

Впоследствии изучение закономерностей распределения донного населения Белого моря продолжено в нескольких гидробиологических экспедициях. Их результаты представлены во многих работах (Е. Зинова, 1922, 1929, 1934; Дерюгин, 1928; Гурьянова и др., 1925). Давалось описание в основном только донной растительности в осушной зоне и по выбросам (Калугина, 1957а, б, 1962; Кузнецов, 1960).

Распределение донных макрофитов в сублиторали и выявление его закономерностей можно представить только при подводных погружениях и непосредственных наблюдениях. Такие работы были начаты в 60-е годы (Гемп, 1962, 1963; Возжинская, 1967, 1974; Денисов, Мокиевский, 1969, Денисов, 1974; Коренников, 1974; Коренников, Макаров, 1980; Терехова-Катаева, 1974; Бабков, Голиков, 1984). Весьма перспективны исследования при помощи аэрофотосъемки (Сорокин, Ванюхин, 1985).

Особое направление исследований посвящено биологии промысловых форм анфельдии, ламинариям, фукусовым, зостере (Зверева, 1937; Гемп и др., 1964; Гемп, Калугина, 1967; Е. Зинова, 1922; Кузнецов, 1956, 1962; Возжинская, 1971; Терехова-Катаева, 1974; Гемп, Паленичко, 1956; Дробышев, 1969; Вехов, 1974, 1985; В. Макаров, 1982; Долгачева, 1975; Максимова, 1980; Коренников, 1982).

Третье направление в изучении макрофитов Белого моря наметилось после введения в строй (в 1918 г.) первого в России завода по переработке водорослевого сырья. В связи с запросами сначала йодной, а потом и водорослевой промышленности, использованием различных продуктов, добываемых из водорослей, проводилось изучение ресурсного потенциала и запасов донных макрофитов (Е. Зинова, 1928, 1929а, 1934; Мейер, 1933; Бруевич и др., 1933; Киреева, 1964, Курсанов, 1927; Кузнецов, 1961; Гемп, 1962; Гемп, Калугина, 1967; Возжинская, Блинова, 1971; Макаров, Коренников, 1979; Сорокин, Ванюхин, 1985).

Использование растительных ресурсов в медицине и различных отраслях промышленности привело к изучению и совершенствованию технологии переработки и утилизации водорослевого сырья (Надсон, 1921/22; Скопинцев и др., 1933; Семигамовский, 1935; Зафрин, 1935; Онохин, 1935; Ведринский, 1938, 1940; Зверева, 1937; Чернов, 1940; Макаров и др., 1945; Цапко, 1966, 1971; Евтушенко, Панкратов, 1962; Гликман, 1972).

В последние годы проводится искусственное разведение (марикультура) донных макрофитов, имеющих промысловое значение и перспектив-

ных для промысла (Гемп, Калугина, 1967; Гемп и др., 1964; Возжинская и др., 1971; Макаров, 1978, 1982).

Различные аспекты исследований донных макрофитов морей СССР обсуждались на Всесоюзных совещаниях альгологов и работников водорослевой промышленности (Архангельск, 1961 г.; Москва, 1974 г.; Севастополь, 1979 г.; Владивосток, 1983). Ставились актуальные задачи изучения макрофитобентоса прибрежных морей для всестороннего изучения биологии и продукции его ведущих форм.

Широко развернутая в 60–70-е годы интенсификация гидробиологических исследований на европейском Севере СССР в целях повышения биологической продуктивности его бассейнов привлекает внимание многих исследователей и к Белому морю. По результатам исследований проводились региональные конференции (например, в 1985 г. в г. Архангельске).

Следует отметить, что в исследованиях структуры и функционирования прибрежного населения бассейна часто упоминается и донная растительность, что свидетельствует о ее значении в жизни шельфовых и глубоководных зон Белого моря. Из многочисленных работ упоминаем следующие (Абрикосов, Соколова, 1948; Виноградов, 1950; Барсанова, 1958, 1961; Броцкая, 1962; Паленичко, 1957, 1968; Хлебович, 1967, 1974; Вехов, 1974, 1985; Мягков, 1974, 1975; Перцов, 1974; Семенова, 1974; и др.).

Следовательно, к началу наших исследований на Белом море изучение макрофитов вели в нескольких направлениях, касающихся в основном их видового состава, распределения, использования и особенностей биологии некоторых форм. В настоящей работе обобщены литературные и собственные данные по донным макрофитам Белого моря в научных и практических аспектах исследований.

В полевых исследованиях, экспериментальных работах, установках опытных площадок, статистической обработке материала принимали участие В.В. Абрамов, А.М. Арсеньев, В.С. Артемьев, Л.Л. Бондарчук, В.С. Долгачева, О.В. Максимова, Р.О. Красновский, И.С. Кроль, В.С. Кузин, М.П. Мордаева, Е.Р. Шапошникова, И.А. Ярцева, С.П. Коренников, В.Н. Макаров.

Большое содействие работам было оказано на ББС МГУ Н.А. Перцовым, Архангельским водорослевым комбинатом (АВК), А.М. Костомаровым и А.И. Потроховой, Г.Г. Яблонским, В.М. Шаровым, Г.Г. Джавадовым, на ББС ЗИН АН СССР – А.Н. Голиковым и Э.Е. Кулаковским.

Систематическое описание донных водорослей и их определение проведено при консультации А.Д. Зиновой, К.Л. Виноградовой, М.В. Горленко, фитоценотическое – при консультации Л.Н. Новичковой, А.А. Калугиной, К.М. Петрова; экспериментальные работы по фотосинтезу и дыханию – при консультации А.А. Ничипоровича, М.И. Владимировой, О.И. Колбленц-Мишке, М.И. Лютовой; определение продукции – при консультации Г.Г. Винберга, А.И. Алимова, В.И. Бульона, Ю.И. Сорокина.

Приношу всем мою глубокую и искреннюю благодарность.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал по донным растениям на побережьях Белого моря был собран в Беломорской экспедиции Института океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР, организованной по предложению академика Л.А. Зенкевича. Всего проведено 17 экспедиций с 1965 по 1984 г. в различные сезоны года. Экспериментальные работы проводили на стационарах Беломорских биологических станций МГУ и ЗИН АН СССР в Кандалакшском заливе и на Соловецких островах (пос. Соловки, Реболда). На рис. 1 представлена карта работ экспедиции.

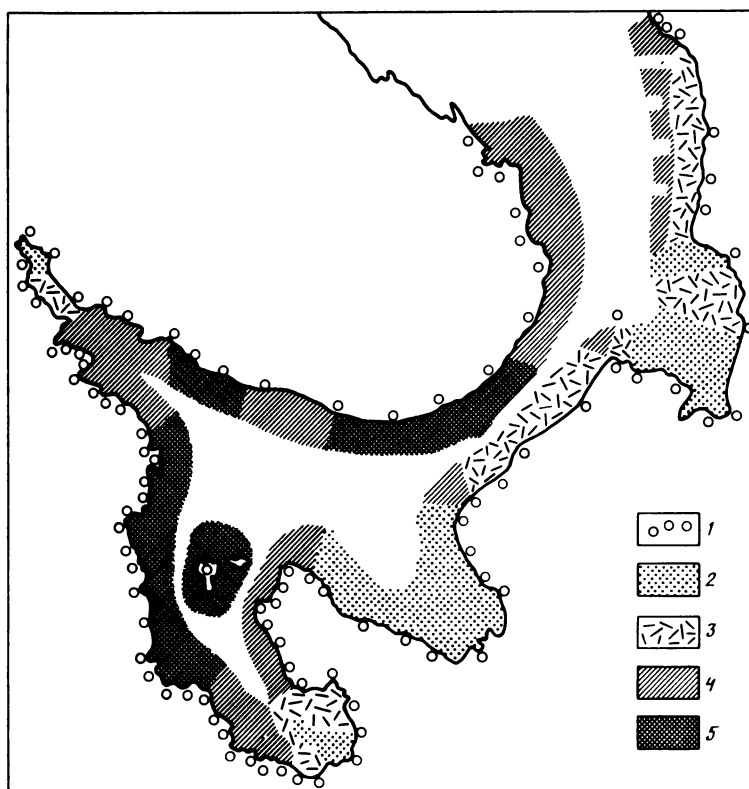


Рис. 1. Карта работ Беломорской экспедиции Института океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР, места сборов и распределение их биомассы ($\text{кг}/\text{м}^2$)

1 — пункты исследований, места сборов. Биомасса макрофитов: 2 — 0,2–1; 3 — 1,1–3,0; 4 — 3,1–7,0; 5 — 7,1–11,0

Таблица 1

Количество разрезов и станций для сбора донных растений
в Белом море (1965–1984 гг.)

Район	Число	
	разрезов	станций
Онежский залив	162	879
Кандалакшский залив	161	983
Двинский залив	24	254
Соловецкий архипелаг	120	540
Воронка	32	169
Горло	22	97
Всего	521	2922

Обследовали макрофитобентос в супралиторали, литорали и верхней сублиторали в 156 пунктах побережий Белого моря, используя суда Архангельского водорослевого комбината, а также ББС МГУ и ЗИН АН СССР.

Сбор материала в сублиторали проводился легководолазами до 25–30 м, глубже — при помощи тралов, дночерпателей и драги.

В табл. 1, 2 приводятся сведения по объему собранного и обработанного в экспедициях материала. Всего в Белом море был сделан 521 разрез, 2922 станции, собрано 17 337 качественных и 6347 количественных проб. Проведено 2015 опытов по кислородному обмену водорослей, более 200 анализов по содержанию в них органических веществ.

Для изучения донной растительности и ее продуктивности была применена уже известная методика и впервые нами разработанная для исследо-

Таблица 2

Объем материала по донным растениям в Белом море (1965–1984 гг.)

Сезон	Число		Число проб	
	разрезов	станций	качественных	количественных
Зима (XII–II)	14	58	107	27
Весна (III–V)	93	443	1820	185
Лето (VI–VIII)	346	2078	14380	5810
Осень (IX–XI)	68	343	1030	325
Всего	521	2922	17337	6347
Исследовано ламинариевых (2 вида <i>Laminaria</i>)	218	1007	10210	3276
Фукусовых (3 вида <i>Fucus</i> , 1 вид <i>Asco- phyllum</i>)	154	850	18685	2122
Бурые нитчатки (13 растений)			1286	329

ваний морских водорослей (сбор материала при полевых морских работах, постановка экспериментов "in situ", составление банка и статистическая обработка полученных данных на ЭВМ).

Разрезы в прибрежной зоне велись последовательно в разных пунктах бассейна. Район разреза предварительно обследовали со шлюпки (дори, карбаса) или судна. Нередко из-за высокой прозрачности воды можно было и визуальнo оценить характер растительности с поверхности. В целях мониторинга некоторые разрезы повторялись. Из 521 разреза 14 были выполнены зимой, 93 — весной, 346 — летом, 68 — осенью.

При сборах материала отдано предпочтение подводным погружениям, включая подледные, в осенне-зимне-весеннее время. Подводные погружения в легководолазном снаряжении были предпочтительнее траловых и дночерпательных сборов, где имелись элементы случайной выборки (Голиков, Скарлато, 1970). В погружениях принимала непосредственное участие автор настоящей монографии. Сбор материала проводили по следующей методике, описанной в одной из наших работ (Возжинская, Блинова, 1971).

Разрезы с качественными и количественными сборами проводили от осушной зоны до нижней границы растительности в сублиторали, охватывая всю фиталь. Через каждые 1—5 м или в каждом поясе водорослей делались станции из трех количественных рамок размером 0,01; 0,025 и 1,0 м², чтобы оценить площадь покрытия водорослями дна и рассчитать их биомассу.

Большая часть материала обрабатывалась на стационарах, при необходимости водоросли просматривали под полевым микроскопом. Камеральная обработка материала проведена в Отделе бентоса Института океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР. Часть материала определена в Отделе низших (споровых) растений Ботанического института АН СССР с помощью Л.П. Перестенко и Н.П. Горбуновой (МГУ).

Опытные площадки	Гербарные листы	Опыты по кислородному обмену		Число опытов по определению		Число видов растений по изучению кислородного обмена
		разовые	суточные	С _{орг}	N _{орг}	
11	144	35	5	5	4	5
28	1086	156	17	13	22	13
178	2410	1527	296	42	91	22
39	830	287	64	19	15	19
256	4470	2005	382	79	132	49
107	1118	796	216	26	46	2
72	950	818	101	20	30	3
28	438	273	22	16	26	6

СТАЦИОНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эти работы представлялись нам особенно важными для выявления сезонной динамики фитали Белого моря. При проведении сезонных экологических наблюдений, помимо стандартных разрезов в литорали и сублиторали, на стационарах в Кандалакшском и Онежском заливах закладывали опытные площадки, размер которых ($0,01 \times 1,0 \text{ м}^2$) зависел от размеров водорослей в зарослях.

На них по составленному заранее графику работ обычно через каждые 10–15 дней в весенне-летние сезоны и через месяц в осенне-зимние сезоны проводили наблюдения за ростом и развитием водорослей.

В каждой площадке подсчитывали число экземпляров растений, промеряли их длину, ширину, толщину; отмечали количество разветвлений у растений, число пузырей и рецептакулов у фукоидов, размеры вегетативных участков слоевищ. Прирост измеряли и под водой, общую массу определяли по окончании наблюдений.

Контрольные растения отмечали металлической или пластмассовой меткой, что облегчало их нахождение при повторных обследованиях. Последующие промеры вели на молодых, растущих, обычно верхних частях растений, отличавшихся более светлой окраской, у фукусовых — от последнего разветвления вегетативных ветвей. Отмечали время начала и конца вегетации, размножения (на срезах) и сброса рецептакулов (у фукусовых). В период обильного высева спор и гамет просматривали под микроскопом и пробы грунта под водорослями для определения их количества в осадках.

Одновременно закладывали площадки и для весовых измерений, которые проводили дважды в месяц. В площадках также подсчитывали количество растений и промеряли каждое слоевище.

Наблюдения сопровождалось рисунками на миллиметровой бумаге или фотографиями. Особое внимание обращали на верхушечные части растений, что давало возможность судить об изменениях роста и развития растений во времени.

Постоянные наблюдения велись в течение 2–3 лет, на некоторых площадках — до 5 лет. Собранные таким образом данные дали обширный материал по сезонной динамике развития и продукции растительных прибрежных сообществ.

ТИПЫ ОПЫТНЫХ ПЛОЩАДОК

Для ежегодных многолетних наблюдений по биологии ламинарий, фукусовых, анфельции, эктокарпуса, энтероморфы и других водорослей использовали четыре типа подводных площадок. Площадки ставили под водой с ориентирами на берегу. Первый тип площадок ($1,0 \text{ м}^2$) в поясе ламинарий был заложен в июле 1965 и 1967 гг. на территории ББС МГУ на глубине 4 м. Площадку ограждали железными балками со штырями, которые втыкали в грунт. Растения промеряли под водой на дне, затем в пластине ламинарии через каждые 5–10 см прорезали круглые отверстия снизу доверху, через каждые 10–15 дней по мере роста пластины делали новые промеры. Полученные таким образом данные позволяли судить о темпе

роста определенных участков слоевища. Этот метод имел недостатки: во-первых, растения быстро разрушались, и не было возможности следить за их ростом в другие годы, так как пластина сбрасывалась к осени; во-вторых, такой метод не позволяет получать данные по приросту массы пластины и стволика.

В 1969–1970 гг. применили второй тип площадок, с которых выкашивали все растения с их последующим измерением по известным параметрам. Тотальное выкашивание грубо нарушало естественное состояние популяции. К тому же в заселении участка приняли участие новые компоненты из различных видов водорослей. Выросшие проростки объектов исследования дали возможность судить о начале их развития (в искусственно созданных условиях). Структура зарослей оказалась нарушенной.

Начиная с 1971 г. начали закладку площадок (1 м^2) третьего типа, в основном для ламинарий. На грунте (на глубине 3 и 6 м) закрепляли стальные, нержавеющие балки (1×1 м), окрашенные в оранжевый и белый цвета. Стволики растений были промерены и окольцованы в основании металлическими или пластмассовыми бирками с предварительно выбитыми на них номерами. Непосредственно под водой промеряли растения по заданным параметрам. Результаты измерений записывали карандашом на пластмассовой пластине. Для проведения наблюдений зимой во льду вырубали проруби, обшивали их тесом для удобства погружения и очистки проруби от нового льда. Подо льдом на высоте 2–5 м от грунта ставили притопленные окрашенные буйки — для быстрого нахождения площадок. Эти же буйки служили потом своеобразными плотиками для выявления перифитона в конце лета.

Рамы для четвертого типа площадок (1×1 м; $0,5 \times 0,5$ м) сваривали из стальных уголков, к раме прикрепляли садок из крупноячейстой стали Раму-садок ставили в естественной популяции ламинарий на глубине 3–7 м. Все растения промеряли на дне. Недостатком площадок этого типа является обильный нарост внутри садка, несмотря на кажущееся затемнение от деля. В данном случае также имело место нарушение условий обитания растений.

Все рамки закрепляли штырями в грунте. Над ними помещали притопленные яркоокрашенные, как и сами рамки, буйки; на берегу брали 2–3 ориентира для нахождения подводной площадки. Обнаружение подводных площадок в различные сезоны — процесс трудоемкий, особенно для аквалангистов, так как к концу лета ламинарии разрастаются чрезвычайно густо и рамку под водой найти нелегко. Обнаруживали большинство рамок, потери составили не более 10%.

Наиболее достоверные данные получены на площадках с окольцованными растениями (III тип), так как в них не нарушались естественные условия обитания водорослей. Площадки этого типа ставили в различных участках Кандалакшского и Онежского заливов. Дольше всех, до 6 лет, служили площадки в районе Соловецкого архипелага, Кеми, Калгалакши, Керети и в Великой Салме, о-ва Жужмуй, Мяг-острова (Кандалакшский и Онежский заливы).

Материалы, полученные на основании наблюдений на таких площадках, явились основой исследований закономерностей роста и развития доминирующих и массовых форм водорослей Белого моря.

Помимо площадок, на станциях проводилась дополнительная выборка по 100–200 экз. растений из зарослей для статистической оценки размерной структуры всего водорослевого пояса на данном этапе. Этот материал собирали с помощью рыбаков, добывающих водоросли для промысла, и легководолазов.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА МАКРОФИТОВ

Возраст многолетних макрофитов является существенным при выявлении особенностей структуры зарослей и определении продукции популяции в целом (Возжинская, 1977; Максимова, 1980; Ковардаков, Хайлов, 1983, 1985). Проследили развитие спорофитов на разной глубине у ламинарий, проростков у фукоидов из различных растений не менее 0,5 см высоты в течение одного—двух вегетационных сезонов. Измерения проростков проводили с начала вегетации данного вида (с февраля—мая) до конца их вегетации (ноября) ежемесячно. Таким образом была прослежена и сезонная динамика роста экземпляров первого года жизни.

При расчетах важен месяц появления первогодков, так как линейно-весовые размеры растений одного возраста, но разных месяцев прорастания различаются между собой.

Возраст многолетних растений определяли у ламинарий и по так называемым годовым кольцам, откладывающимся в основании стволика в результате неравномерного роста по сезонам (весной темп роста наибольший); у фукусовых и у других растений — по количеству разветвлений. У некоторых фукусовых (*Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum*) "годовые кольца" также откладываются в основании таллома как разница темпов роста корового слоя по сезонам.

На основании промеров были составлены шкалы для всех возрастов многолетних макрофитов. Дальнейшая обработка материала по возрастам водорослей проведена по этой шкале. Определение возраста по годовым кольцам точнее прослежено у *Laminaria digitata*, менее различимы годовые кольца у других видов.

Получена подборка данных, где можно было вести учет массы той или другой возрастной группы. Почти на всех естественных зарослях многолетних макрофитов средняя возрастная группа доминирует по массе, но не по численности.

Определение массы водорослей в зависимости от возраста проведено на опытных плантациях и на многочисленных площадках, взятых в зарослях микрофитов, где установлен возраст растения. В соответствии с возрастной шкалой сгруппировали и растения с определенными параметрами массы и длины.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СРЕДНИХ ЗНАЧЕНИЙ БИОМАССЫ И ПЛОЩАДИ ЗАНИМАЕМОГО ДНА

В экспедициях нами было получено большое количество данных, особенно по биомассе водорослей, площади покрытия дна растительностью, ширине зарослей, морфометрическим размерам и другим параметрам. Необходимо было проанализировать эти данные и усреднить.

В качестве примера приведем ход расчета средних значений биомассы (B), ширины зарослей (или площади покрытия) (S).

Этапы определений. Определяли частоту верхних и нижних пределов значений B (или S), по которым строилась гистограмма и вычислялось среднее значение. Например, имеются разрезы, в которых отмечаются К-20 групп разных значений $B(S)$. Среднее значение $B(S)_{20}$ определяется по формуле:

$$B_{\text{ср}} \text{ (или } S_{\text{ср}}) = \frac{\sum B_{\text{к}} \text{ (или } S_{\text{к}}) Y_{\text{к}}}{20},$$

где $Y_{\text{к}}$ — частота встречаемости какого-либо значения на разрезе с проводившимися наблюдениями.

Были вычислены средние значения биомассы вида для каждого разреза и каждого участка. Эти данные послужили основой для выделения фитоценозов по площади в 1 м^2 .

СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОБРАБОТКА МАТЕРИАЛА

Для представления о закономерностях развития длины и массы водорослей был собран обширный природный материал (на стационарах и на местах промысла). Его статистическая обработка проведена по оригинальной методике (Возжинская и др., 1980) по выбранным нами параметрам; для выявления зависимостей ряда признаков от условий обитания применен двухфакторный дисперсионный анализ (Плохинский, 1980; Williamson, 1972).

Нами рассчитаны следующие характеристики (при уровне значимости (α), равном 0,05). В работе нами использованы линейные формулы

$$x = -\sum_{n_i=1}^{1n} x_i.$$

1. Средняя арифметическая $\bar{x} = \frac{\sum xi}{n}$, ошибка средней $m_{\bar{x}} = \frac{S}{\sqrt{n}}$,

2. При доверительном интервале средней $\Delta = t_{\alpha} m_{\bar{x}}$, где t — критерий Стьюдента при уровне значимости 0,05.

3. Среднеквадратичное отклонение (с.к.о.) $x = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{n_i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}$.

4. Коэффициент вариации $V = \frac{S}{\bar{x}} \cdot 100\%$, $\frac{\sum(x - \bar{x})^2}{n - 1}$ — дисперсия.

5. Коэффициент корреляции $K_{xy} = \frac{1}{\sigma_x \sigma_y} \sum_{i=1}^n (x_i - x)(y_i - y)$, ошибка с.к.о. $m_k = \sqrt{\frac{1 - k^2}{n - k}}$.

Аналитически зависимости длины и массы водорослей записывались в ином виде: $W_L = a_0 + a_1 L$ и $W_p = b_0 + b_1 L$; ошибка: $m_w = \frac{S_y}{S_x} \sqrt{\frac{1-a^2}{n-a}}$. Коэффициенты регрессий a_0 и b_0 выбирались так, чтобы ошибки были минимальны.

Для сравнительной характеристики состава альгофлоры по районам и сезонам использован метод Жаккара (Возжинская, 1964): $K_{\text{общ}} = \frac{C \cdot 100}{a + b}$, где C — общее количество видов для районов, $a + b$ — сумма видов.

Для оценки количественных характеристик ассоциаций применен коэффициент сходства биомассы (Ярошенко, 1961): $K = \frac{C}{A + B} \cdot 100$, где A и B — биомасса в пробах (1, 2), C — суммарная биомасса для 1, 2.

ИЗУЧЕНИЕ КИСЛОРОДНОГО ОБМЕНА (ФОТОСИНТЕЗА И ДЫХАНИЯ) ВОДОРΟΣЛЕЙ

ПОСТАНОВКА ОПЫТА

Для каждого опыта брали набор заранее откалиброванных склянок емкостью от 0,5 до 2,5–0,3 л в зависимости от размера изучаемого объекта. В первой склянке определяли до опыта исходную концентрацию кислорода, в 2–3 другие (светлые) помещали водоросли, в 4-ю (темную) также помещали водоросли, в 5-й и 6-й (светлой и темной) экспонировали только фитопланктон, в 7-й определяли кислород после опыта.

Объем склянки (2,5–3 л) позволяет взять для опыта большой кусок слоевища крупной водоросли или растение целиком, что сводит к минимуму их повреждение. Тщательно прополосканную склянку доверху наполняли чистой морской водой из шланга. Растения предварительно отбирали в литорали или в сублиторали или срывали перед опытом. Склянку заполняли доверху водой, удаляли пузырьки газа, закрывали плотно притертой пробкой и выставляли на экспозицию на 2–3 ч в море на одном или нескольких горизонтах: под поверхностью воды, на глубине 1–3, 5, 10 и 15 (20, 25) м. Одновременно измеряли температуру воды и воздуха, ФАР¹ и освещенность. Гирлянду склянок (три светлых и одну затемненную) размещали в специальной деревянной крестовине. Склянку помещали в специально встроенное гнездо так, чтобы она была равномерно освещена и не затенялась крестовиной. Крестовины нанизывали на фал и в виде "этажерки" на расстоянии 1–5 м одна от другой помещали в зарослях макрофита. К нижнему концу "этажерки" прикрепляли груз.

Через каждые 15–30 мин "этажерку" покачивали для равномерного перемешивания воды в склянках. Пробы с газовым пузырем не засчитывали.

По окончании экспозиции склянки закрывали темной тканью, воду из склянок отливали сифоном или пипеткой по 100 мл в откалиброван-

¹ Фотосинтетическая активная радиация, измеряемая пиранометром Янишевского.

ные пикнометры (70–80 мл) или склянки (0,125; 0,25 л) и сразу же фиксировали кислород.

Растение оставляли в склянке до следующего опыта на 2–3 дня. Склянку с растением заливали свежей водой, оставляли на дне или в прохладном месте, в тени, на берегу. Фиксацию растворенного в воде кислорода и его дальнейшее определение проводили по методу Винклера.

РАСЧЕТ КИСЛОРОДНОГО ОБМЕНА

При изучении кислородного обмена у донных водорослей в основе расчетов лежат определения кажущегося фотосинтеза и дыхания, что необходимо для дальнейшего вычисления O_2 и валовой продукции по формуле, предложенной М.И. Лютовой, Н.Л. Фельдман (1960) в нашей модификации.

$$O_2 = \frac{16K}{tV} \left(\frac{V_1 n_1}{W_1} \pm \frac{V_2 n_2}{W_2} \right) \text{ мг } O_2 / \text{г} \cdot \text{ч.}$$

Определение кислорода в светлой склянке с вычетом кислорода воды (O_2 св. – O_2 воды) дает представление о кажущемся фотосинтезе (Φ_k) водоросли или ее валовой продукции. Разница при кажущемся фотосинтезе и дыхании (D) водоросли ($\Phi_k - D$) составит истинный фотосинтез ($\Phi_{\text{ист}}$), принимаемый за чистую первичную продукцию (ПП) данного макрофита.

Фотосинтез и дыхание протекают одновременно с превалированием фотосинтеза в светлое, а дыхания – в темное время суток. В работе допускается, что в светлой склянке идет только фотосинтез, а в темной – лишь дыхание. Этот допуск вполне оправдан, так как считается, что в светлое время дыхания мало (Вознесенский и др., 1965) по сравнению с фотосинтезом.

ВЫБОР ОБЪЕКТА, ПОДБОР НАВЕСКИ В ОПЫТАХ, ВРЕМЕНИ ЭКСПОЗИЦИИ

Фотосинтез у донных макрофитов – весьма интенсивный процесс, особенно в период роста; опытным путем были подобраны навески растений, которые не превышали 1,5 г. В опытах с такими навесками кривая фотосинтеза выходит на "плато", получается наименьший разброс данных, как и при экспозиции в 2–3 ч. Полагаем, что существенных изменений и влияния на обычный ход фотосинтеза при мгновенной высечке фрагмента не происходило.

Выборка опытного растения проводилась предварительно в месте постановки опыта. Экспозиция часто составляла 1–2, реже 3 ч в зависимости от времени года. Даже малые (до 3 г) навески обладали большой фотосинтетической активностью и выделяли много кислорода. Увеличение экспозиции приводило к обратным результатам: начиналось пересыщение воды кислородом, затухание фотосинтеза и преобладание дыхания. Суточный опыт с постоянной навеской невозможен. Поэтому мы ставили серию опытов в течение суток с интервалами в 2–3 ч, необходимыми для перезарядки новой навеской, взятой из того же растения, и фиксации растворенного в воде кислорода. Летом, в полярный день, отмечалось быстрее

пересыщение пробы кислородом. Поэтому экспозиция в ряде опытов длилась всего 1 ч.

Суточные опыты проводились, так же как и обычные дневные, по часам: утром — в 7–9, 9–11 ч, днем — 11–13 (12–14), 15–17 ч, вечером — 18–19 (18–20), 21–23 ч, ночью — 0–2, 2–4 ч. Поставлено отдельных опытов 2015, суточных серий — 384. Из сублиторальных растений высечки проводились под водой или у ее поверхности.

На месте экспозиции быстро вынимали навеску (пинцетом или крючком) или без удаления навески воду для фиксации отбирали (сифоном или пипеткой) из склянки в откалиброванные пикнометры (40–60 мл). Склянки накрывали темной материей. Затем в лаборатории или на берегу проводили дальнейшую работу: растворение осадка кислотой и дальнейшее титрование раствора. Предварительно навеску слегка просушивали и взвешивали с точностью ± 50 мг на технических весах.

Взвешивания сырой массы водорослей проводили в стационарной лаборатории ББС, агарового завода или в полевых условиях.

Для фиксации пигментов навеску помещали в марлевый мешочек и опускали в кипящую воду на 5 мин. После этого пробу раскладывали на плотной бумаге и затеняли черной плотной бумагой (на 1–2 сут). Затем ее высушивали при температуре 105° (30–40 мин) для последующего определения сухих веществ в подопытных растениях.

У ряда видов опыта проводили на цельных (на фрагментах) растениях. Было выявлено, что существует разница в ходе кислородного обмена в зависимости от длительности экспозиции для цельных слоевищ и их фрагментов: у последних она сильнее. Обмен в различных участках растения оказался неодинаковым! он более интенсивен в молодых участках. Возможное повреждение самого растения при высечке кусочков слоевища также могло сказаться на всем кислородном обмене у объекта исследований.

Опыты ставили и на отдельных частях растения: молодых, старых, стеблевидных, листовидных, вегетативных, генеративных, органах размножения, на макрофитах различного возраста, во все сезоны, на разных экологических участках, разных глубинах в течение 15 лет.

Мы проводили опыты на растениях, относящихся к массовым видам (7 видов зеленых, 12 красных, 30 бурых).

Опыты по определению выделенного кислорода фитопланктоном из-за малой во времени экспозиции дали ничтожно малые по сравнению с макрофитами результаты. Поэтому при дальнейших расчетах оказалось возможным ими пренебречь. Для общего сравнения продукции фитобентоса и фитопланктона брали результаты только суточных опытов; суммарные — отдельно фитобентоса и фитопланктона рассчитывали на весь световой день.

Фиксация кислорода проводилась на месте взятия пробы, иначе ошибка составляла 25%. Поэтому даже в сложных условиях (зимой или в шторм) фиксацию кислорода проводили немедленно. В ряде случаев проводили фиксацию под водой, но этот сложный, трудновыполнимый даже опытным работником процесс. Однако наши опыты показали потерю кислорода до 5% по сравнению с поверхностной фиксацией.

Интенсивность фотосинтеза и дыхания, определяемые по изменению

количества кислорода в воде, выражалась в миллиграммах кислорода, выделенного или поглощенного 100 г сырой водоросли за определенный промежуток времени: час, сутки, месяц, вегетационный период.

Возможность фиксации углекислоты фукусовыми при отливе на воздухе нами не учитывалась.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТВОРЕННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА (РОВ) И ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА ($C_{орг}$)

В экспедиции нами совместно с О.Г. Яблоковой и Н.А. Ивановой (Возжинская и др., 1974) летом 1971 г. были отобраны для изучения РОВ два доминанта донной флоры: зеленая водоросль *Ulva lactuca* и бурая — *Laminaria saccharina*. Свежесобранные талломы предварительно обмывались морской водой, а затем водой, профильтрованной через фильтр № 4 со слоем талька с целью удаления с объектов исследования перифитонных примесей, могущих внести фоновые изменения. Пластины ламинарий помещались в стеклянный сосуд с 14 л профильтрованной морской воды, в которой и определялись все выделяемые растением соединения. Опыты проводились в лаборатории при комнатной температуре. Эксперимент продолжался 96 ч. Пробы воды для анализов отбирали через 24 ч. Считалось, что за это время водоросли нормально функционируют (это было заметно по их внешнему виду), не погибают.

Мы выполнили определения общего азота, растворенного органического углерода, белков и углеводов, выделяемых водорослями в процессе их жизнедеятельности.

Определение общего азота проводилось по микрометоду Кьельдаля. Для определения отбиралось 150 мл воды. Определение растворенного органического вещества проводилось по методу Люцарева (Романкевич, 1977). Углеводы определялись по фенол-сернокислотному методу, при котором необходимо концентрирование пробы в несколько раз: концентрирование проводили на вакуумно-роторном испарителе (Люцарев и др., 1980).

Определение белков проводили по методу Фолина с последующей колориметрией при $A = 750$ мк. Этому методу мешает присутствие солей: обессоливание проводили на сефадексе $G = 50$, на котором одновременно достигалось разделение белков на две группы: высокомолекулярную и низкомолекулярную. После пропускания пробы через колонку элюат концентрировался на вакуумно-роторном испарителе приблизительно в 10 раз.

В летние месяцы 1971–1972 гг. мы определяли количество $C_{орг}$ в грунтах осушной полосы Кандалакшского залива Белого моря на 10 разрезах (в основном на ББС МГУ), а также роль растительного детрита в питании *Masoma baltica* — доминанта донной фауны прибрежий Беломорья. Определения $C_{орг}$ в осадках проведены по методу Стрикленда и Парсонса; коэффициент пересчета $C_{орг}$ в ОВ — 1,8. Гранулометрический состав осадков определен в аналитической лаборатории ИОАН. Полученные данные опубликованы нами (Возжинская, Бубнова, 1974).

Определение органических углерода, азота и водорода в высушенных подопытных растениях, а также у макрофитов в начале, середине и кон-

це их вегетации проведено И.А. Харизоменовой в аналитической лаборатории Всесоюзного научно-исследовательского института химико-фармацевтической промышленности после экспедиционных сезонов в 1972–1974 гг. Анализы по работам в 1971 г. проведены сотрудницей того же института О.Н. Романовой.

Глава II

ВИДОВОЙ СОСТАВ ДОННОЙ ФЛОРЫ

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ

В основу нашего анализа положены литературные данные и собственные материалы, собранные в многолетних экспедициях на Белом море.

Список видов донной флоры Белого моря с указанием фитогеографической принадлежности и местообитания на побережье бассейна приведен нами ранее (Возжинская, 1980). Там же отмечены виды, найденные нами впервые в Белом море. Ряд видов указывается нами впервые для определенных побережий бассейна, благодаря чему количество видов водорослей на них увеличилось по сравнению с ранее приведенными списками (Калугина, 1958). Видовой состав донной альгофлоры Белого моря насчитывает к настоящему времени, по литературным и нашим данным, 183 вида: 39 зеленых, 75 бурых и 69 красных. Нами обнаружено 147 видов макрофитов. При выделении более мелких таксономических единиц (подвиды, формы) число таксонов возрастает до 500.

Таксономическая структура донной флоры такова: в альгофлоре представлены все три крупных отдела морских донных водорослей из царства споровых низших растений: зеленые, бурые, красные – Chlorophyta, Rhaeophyta, Rhodophyta, в каждом из отделов – по два класса. Во флоре имеется 4 порядка зеленых, 10 бурых и 7 красных. Полноценно представлены и семейства: 7 зеленых, 21 бурых и 21 красных водорослей; содержится 100 родов водорослей: 17 зеленых, 42 бурых и 41 красных (А. Зинова, 1953, 1955; Голлербах и др., 1977), один род и один вид из царств

Таблица 3

Таксономическая структура альгофлоры Белого моря

Таксон	Зеленые	Бурые	Красные	Всего
Отдел	1	1	1	3
Класс	2	2	2	6
Порядок	4	10	7	21
Семейство	7	21	21	49
Род	17	42	41	100
Вид	39	75	69	183

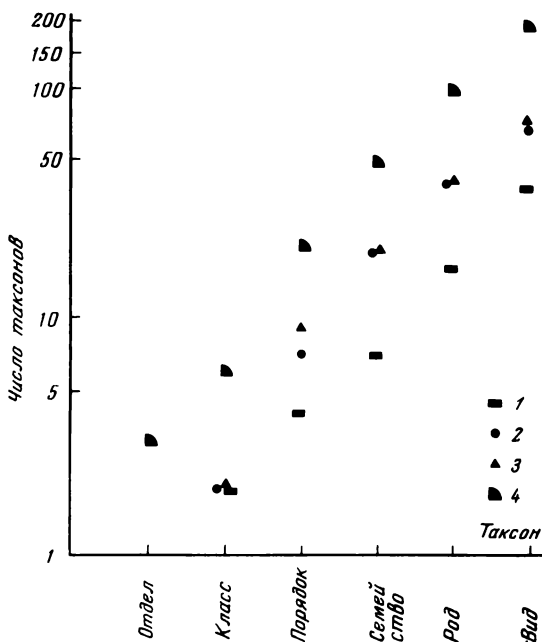


Рис. 2. Структура донной альгофлоры Белого моря

1 – зеленые, 2 – бурые, 3 – красные, 4 – зеленые + бурые + красные водоросли

ва высших, или цветковых, растений (сем. *Zosteraceae*, класс *Monocotyledones*).

Среди них представители 3 порядков и 3 семейств зеленых водорослей, 6 порядков и 8 семейств бурых, 3 порядка и 8 семейств красных являются наиболее распространенными в изученном бассейне (табл. 3) (рис. 2).

При сравнении с содержанием таксономических рангов (отделов, классов, порядков, семейств, родов и видов) в других морских бассейнах бореальной зоны оказывается, что их количество почти одинаково и все таксоны ранга равно представлены в Баренцевом море и морях Северной Атлантики. Таксоны же ранга "порядок" и "семейство" являются идентичными с бассейнами Северной Пацифики. Флора Белого моря аллохтонная, типично морская, достаточно богатая и представительная. Донная флора исследованного бассейна, по литературным и нашим данным, устойчива во времени, несмотря на относительную геологическую молодость Белого моря (около 6–10 тыс. лет самостоятельного существования как бассейна).

В альгофлоре мы выделяем доминирующие и массовые виды, т.е. виды, преобладающие среди остальных по численности экземпляров, массовости их развития в течение года или в определенные его сезоны, на определенных участках побережья, в условиях, благоприятствующих их обильному развитию. Они преобладают по биомассе среди других видов и являются основными по продукции и урожайности. Эти же доминанты представле-

ны в составе донных фитоценозов Белого моря, определяя его фитоцено-тическую структуру.

Среди доминирующих и массовых видов альгофлоры имеются пред-ставители трех основных отделов — зеленых, бурых и красных. Однако отмечаются изменения: видовой спектр состава доминантов суживается до 45 видов, родовой — до 37 (соответственно 8 зеленых, 20 бурых, 17 крас-ных видов, среди родов — 7 зеленых, 15 бурых и 15 красных водорослей). Менее представлены порядки и семейства, в которые входят доминирую-щие формы альгофлоры. Так, отдел зеленых водорослей представлен 3 порядками и 4 семействами, отдел бурых — 6 порядками и 8 семейства-ми, отдел красных — 5 порядками и 9 семействами.

Судя по таксономической структуре альгофлоры доминирующих форм, первенствующее значение среди доминантов имеют бурые и красные водо-росли, их видовое соотношение составляет 1,1:1 (0,92), а соотношение родов — 1:1. Среди общего состава флоры это соотношение предстает как 1,08:1 — у видового состава и 1,13:1 — среди родового. Как среди всей альгофлоры Белого моря, так и среди доминирующих форм выяв-ляется преобладание представителей отдела бурых водорослей, что типич-но для альгофлор умеренных зон океана.

Состав альгофлоры среди ассоциаций, так же как и во всей альгофло-ре, насчитывает 8 ассоциаций, относящихся к отделу зеленых, 17 — к отде-лу бурых и 13 — к отделу красных водорослей.

ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ОСОБЕННОСТИ ДОННОЙ АЛЬГОФЛОРЫ

Белое море, согласно фитогеографическому районированию Мирово-го океана (по: А. Зинова, 1962), располагается в бореальной зоне. Фито-географическая характеристика донной альгофлоры Белого моря приве-дена нами в соответствии с географической номенклатурой, предложен-ной А.Д. Зиновой. Согласно новым данным по распространению донных водорослей, фитогеографическая характеристика бассейна отлична от известных ранее (Зинова, 1950; Калугина, 1962). Географической осно-вой (82,5%) донной альгофлоры Белого моря являются бореальные груп-пы. Из них почти две трети видов широко распространены в бореальной зоне (31%) Мирового океана; в арктической и бореальной зонах — 29%, в бореальной и тропической — 5% (рис. 3) (Возжинская, 1980).

В беломорскую флору проникают преимущественно арктические (26,5%), а также арктическо-высокобореальные (бывшие субарктиче-ские) (10%) виды. Обе группы, хотя и малочисленны, для бореальной зоны являются наиболее холодноводными. Эти виды прослеживаются обычно в сублиторали Белого моря, где температура не поднимается вы-ше 5°C. В холодноводную группу мы включаем также арктическо-бореаль-ную и высокобореальную (13%). Тогда эта группа оказывается самой многочисленной — 56,8%.

Для бореальной зоны тепловодными формами мы считаем группы бореально-тропических и низкобореальных видов. В Белом море имеет-ся лишь 9 бореально-тропических видов, что составляет только 5% от всей флоры; они в этом море и образуют тепловодную группу; низко-

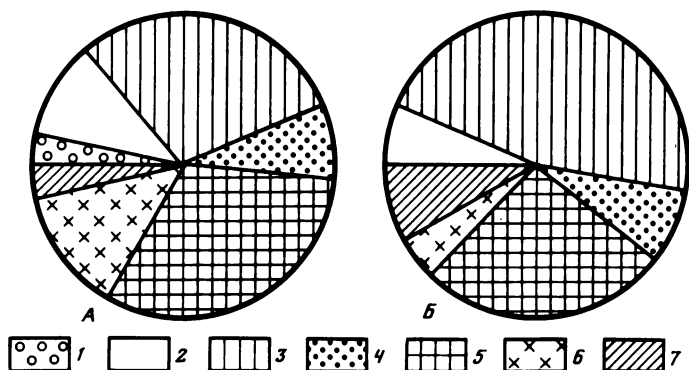


Рис. 3. Фитогеографический состав флоры по районам Белого моря

А – фитогеографический состав флоры; Б – фитогеографический состав флоры массовых видов. Флора: 1 – арктическая; 2 – высокобореально-арктическая; 3 – арктическо-бореальная; 4 – бореально-тропическая; 5 – широкобореальная; 6 – высокобореальная; 7 – широко распространенная во всех зонах

бореальные виды отсутствуют. Соотношение тепловодной и холодноводной групп (1:10,3) является характерным для высокобореальной подзоны, флора которой умеренно-холодноводная.

Среди 39 видов (7 зеленых, 15 бурых, 17 красных), доминирующих в донной растительности Белого моря и образующих ассоциации, почти 90% (86,6%) – бореального распространения. По принадлежности они относятся к северо-атлантическим и северо-европейским видам. Половина из них относится к арктическо-бореальной группе, почти четверть (26,3%) – к широкобореальной. Всего по 6,2% составляют арктическо-высокобореальные и бореально-тропические виды, 8,1% – высокобореальные. Массовые виды являются более холодноводными по сравнению со всей альгофлорой.

Фитогеографический анализ флоры Белого моря проводила также А.А. Калугина (1962). Она использовала старую географическую номенклатуру. По ее данным, во флоре Белого моря имелось 11 арктических видов и 71 субарктический, т.е. наиболее холодноводные виды составляли 51%, что приближало альгофлору Белого моря к субарктическим районам, которые включались и в высокобореальную подзону. Уточнение ареалов видов и введение новой номенклатуры позволило выявить и более умеренный характер альгофлоры всего бассейна, что соответствует его гидрологической структуре, положению его поверхностных водных масс (Савоськин, 1963; Пантюлин, 1974).

СОСТАВ ВОДОРΟΣЛЕЙ ПО БЕРЕГАМ БЕЛОГО МОРЯ

Мы выделили побережья согласно составу и распределению водорослей на них. Названия берегов даны в соответствии с Лоцией Белого моря. Проанализирован также состав доминантов альгофлоры по берегам бассейна (Возжинская, Лучина, 1985).

Флора почти всех берегов довольно богата для таких высоких широт – Северного полярного круга. Обычно флора представлена более чем 100 ви-

дами водорослей, за исключением двух побережий: это Зимний берег (82 вида) и Мезенский залив (89 видов). Наиболее близки по составу и распределению водорослей берега Кандалакшского залива (132–143 вида).

Согласно рис. 1, выделяются самые богатые альгофлорой районы: Соловецкий архипелаг, где насчитывается 158 видов, Терский берег – 143 вида, Поморский берег – 142 вида, Карельский берег – 132 вида водорослей.

Отмечается разница в наборе видов водорослей западного и восточного берегов моря: в 1,5–2 раза меньше у последних. Количество зеленых и красных видов водорослей на западных берегах моря почти одинаково из-за однотипности мягких грунтов.

Характерно соотношение видов у разных типов водорослей. Так, красные водоросли практически исчезают в местах с опресненными и взмученными водами восточных побережий моря, в то время как на Соловецких и Терских (скалистых) берегах преобладают красные водоросли. Соотношение зеленых и красных водорослей – 3:5, бурых и красных – 1:1, зеленых и бурых – 1:2 (1,5:2,5) на этих берегах. Соотношение бурых и красных – 1:1, характерное для всего моря, в участках с мягкими грунтами (например, восточные берега) меняется и становится равным 2:1, 2,5:1,5. На восточном побережье водоросли растут на небольшой глубине с достаточным для их вегетации количеством света. У Зимнего берега, в Мезенском заливе преобладают мягкие грунты, сильно взмучена вода, света под водой немного, в связи с чем уменьшается количество видов водорослей. Исчезают и многие более глубоководные красные водоросли. Всего отмечается 9–16 видов красных водорослей, в то время как на других берегах – не менее 30 видов.

Для многих побережий отмечается сходный набор доминирующих по биомассе и численности видов водорослей, среди которых мы выделяем фукоиды, ламинариевые, пальмарию, анфельцию, кладофоры, эктокарпусы и пилайеллу. Их преобладание зависит в основном от структуры дна и гидродинамических условий района. Видовой состав донной флоры на берегах Белого моря хотя и оказывается неодинаковым, но общий характер флоры – умеренно-холодноводный (высокобореальный). Имеются и некоторые отклонения в наборе видов, спектр которых регулируется гидрометеорологическими условиями побережья и структурой омывающих его вод.

Фитогеографический состав донной флоры Белого моря, согласно анализу, проведенному по каждому его берегу, довольно сходен по содержанию арктическо-бореальных видов (32,3–36,6%), за исключением Зимнего берега Двинского залива, где этих видов 44,1%. Близкими оказываются берега и по набору широкобореальных видов: 24,8–30,3%, за исключением Зимнего берега (17,6–18,3% от всей флоры). Флора этого берега, сильно заиленного и подверженного распреснению, нетипична для обычного морского побережья; она характерна для берегов эстуарного типа.

Наиболее характерным показателем для фитогеографического облика берегов Белого моря следует считать наличие арктических, арктическо-высокобореальных и бореально-тропических видов. На северных берегах моря отмечено большое количество арктических видов (4,8%) (Воронка, Мурманский и Канинский берега).

На южных берегах моря число арктических видов уменьшается в полтора-два раза по сравнению с районами, граничащими непосредственно с Арктикой. Так, число арктических видов в Онежском заливе составляет лишь 2,6–3,4%. Уменьшение доли арктических видов отмечается и в Двинском заливе; его флора, находящаяся под воздействием сильно опресненных вод, менее богата по сравнению с флорой Онежского залива и Воронки.

Доля бореально-тропических видов находится в обратном соотношении с долей арктических видов. Так, если в более прогреваемых водах Онежского залива и Соловецкого архипелага число бореально-тропических видов составляет 6,8–5,8%, то у северных побережий оно уменьшается в полтора раза – 3,9–4,3%.

Число арктическо-высокобореальных и высокобореальных видов довольно постоянно во флоре побережий: 9,5–11,8% среди первых и 9,5–14,8% среди вторых. Однако прослеживается их высокое содержание во флоре Воронки (11,9% арктическо-высокобореальных и 14,8% высокобореальных). Во флоре Онежского залива их содержится меньше: 11,5% арктическо-высокобореальных и 10,5% высокобореальных, во флоре Соловецких островов – 10,3 и 10,9% соответственно.

Сочетание данных групп видов может свидетельствовать о более тепловодном облике флоры южных районов Белого моря по сравнению с северными.

В целом берега Белого моря сравнительно мало различаются между собой по общему фитогеографическому набору донной альгофлоры. Арктических видов мало: 2–3 (2,6–4,8%) вида присутствуют всегда в верхней сублиторали с постоянно низкой температурой воды (3–5°). Число арктическо-высокобореальных видов в 1,5–2 раза больше. Холодноводная группа в каждом побережье составляет до 50%. Содержание бореально-тропических видов – менее 10 (3,9–6,8%). Число видов других групп в общем составе флоры каждого берега примерно одинаково.

СРАВНЕНИЕ С АЛЬГОФЛОРОЙ ДРУГИХ МОРЕЙ

В литературе имели место высказывания об изолированности и обедненности беломорского донного населения (особенно глубоководного) и даже его угнетенности (В. Кузнецов, 1960). Так, если в Баренцевом море (Мурманское побережье) насчитывается 211 видов (45 зеленых, 82 бурых, 84 красных), то в Белом море всего на 28 видов меньше. Вместе с тем в Белом море встречаются и 26 видов, отсутствующих в Баренцевом море: 10 зеленых, 11 бурых, 5 красных. Эта разница свидетельствует скорее в пользу некоторой самостоятельности флоры сравнительно молодого в геологическом отношении Белого моря. Некоторое преобладание в общем количестве видов водорослей Баренцева моря по сравнению с Белым не столь значительно – 12,9% (для Белого моря это всего 7%). Белое море, хотя и является "заливом" Баренцева моря, представляет собой вполне самостоятельный бассейн по флоре. Число видов уменьшается не только из-за удаленности бассейна от океана, но и из-за более суровых, более континентальных климатических условий, сокращенных сроков вегетации и невозможности развития атлантических видов с более удлиненными сроками вегетационного периода.

При сравнении альгофлор Белого моря и некоторых других бассейнов Северной Атлантики (Баренцево, Балтийское, Северное, Норвежское моря) видно большое сходство указанных флор. Эту точку зрения высказал еще Хр.Я. Гоби (1878) и подтвердила А.А. Калугина (1962). Это сходство может составить около 80% и уменьшается в зависимости от разобщенности бассейнов. Среди доминирующих форм донной альгофлоры общность видов составляет 80–90% в зависимости от удаленности районов бассейна.

Сравнение альгофлор Белого моря и высокобореальных холодноводных районов других морей СССР (например, Берингово, Охотское моря) выявляет их сходство: 41,5% – общих родов и 20,8% – общих циркумполярных видов водорослей (Берг, 1920).

Проникновение видов из Атлантического океана в Белое море прослеживается вдоль Терского и Мурманского его берегов, по пути входящих в бассейн течений из Баренцева моря. Среди этих занесенных видов нами обнаружены *Delamarea attenuata*, *Porphyra umbilicalis*, *Erythrocladia subintegra*, *Neodilsea integra*, *Turnerella pennyi*, *Membranoptera alata*, *Gigartina stellata*, *Delesseria sanguinea*, возможно проникших из Арктики (А.Зинова, Ю. Петров, 1970). Наши исследования не подтверждают ухудшения состояния фитобентоса бассейна.

Глава III

ДОННАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИБРЕЖНЫХ ЗОН

Гидробиотаника – термин, примененный Гесснером (Gessner, 1955) и получивший толкование, отличное от его толкования в наземной геоботанике, как наука о водных растительных сообществах (Возжинская, 1972; Громов, 1968, 1974; Калугина-Гутник, 1975).

Морская фитоценология разработана на примере фитобентоса Черного и Каспийского морей (Морозова-Водяницкая, 1957; К. Петров, 1967, 1974, 1975; Погребняк, 1965; Калугина, 1973; Калугина-Гутник, 1975; Еременко, 1974) с применением геоботанической классификации в гидробиотанике. Исследованиями М. Танигути (Taniguti, 1961, 1976) и А. Йорда (Jorde, 1963, 1966) разработаны подводные сообщества Японии и Скандинавии, К.Норта (North, 1961) – в Северной Америке. Фитоценозы других районов менее изучены (Chapman, 1962; Dawson, 1966; Duddington, 1964; Molinier, 1959, 1961).

Ландшафтно-биомическое картографирование подводных природных комплексов с последующей гидробиологической интерпретацией полученных данных широко используется в отечественных работах (Гурьянова, 1949; Линдберг, 1959; Возжинская, 1964, 1965, 1966, 1967; Возжинская и др., 1971; Денисов, 1966, 1971, 1974; Калугина-Гутник, 1975; Голиков, Скарлато, 1970; Голиков и др., 1974; Бабков, Голиков, 1984). Составленные профили разрезов отражают экологические особенности, вскрывают

состав доминантов, их размещение и место в зоне, представляя вертикальную зональность фитали.

Однако в изучении подводных растительных сообществ наметилась тенденция к излишней дробности обычных геоботанических понятий. Этим нарушается и целостность представления обо всей фитали, ее месте в океане и закономерности размещения макрофитов в ней. Геоботаническая классификация при ее механическом использовании гидроботаникой кажется несколько громоздкой и излишне дробной. Сложна иерархическая система такой классификации: тип—класс—формация—сообщество (род, вид)—ассоциация (Лавренко, 1959).

При анализе морской растительности, используя методические указания по изучению наземной растительности (Шенников, 1964; Родин и др., 1968), мы выделяем менее дробные группы, поскольку нет практической необходимости выделять в прибрежной зоне сообщества, тождественные наземным. В основе распределения донных сообществ лежит их адаптированность к температуре, субстрату, времени увлажнения, силе прибоя, количеству света и другим факторам, что и проявляется в поясном (ярусном) размещении того или иного доминирующего вида водоросли в фитали. Определение "пояс" (belt — в иностранной литературе) лучше всего передает вертикальный характер размещения водорослей и их зональность в прибрежье.

В шельфовых биоценозах особая роль отводится растительным сообществам — фитоценозам донных водорослей и морских трав. Эти морские растительные сообщества имеют большое значение в жизни прибрежной зоны: именно они аккумулируют солнечную энергию для всего прибрежного биоценоза. Они определяются как устойчивые формы совместного существования растений на некотором участке земной поверхности и характеризуются определенным взаимоотношением организмов со средой (Быков, 1967). Фитоценозу свойствен свой качественный и даже количественный состав растений.

Основной таксономической единицей в геоботанике является ассоциация ("associatio" — соединение): однородный по составу доминантов, структуре, экологии фитоценоз (совокупность фитоценозов), у которого тождественны главный член ("слой", Быков, 1967) и один из наиболее развитых второстепенных членов ("слоев") фитоценоза. "Ассоциация" — совокупность участков растительности, однородных по аккумуляции и трансформации вещества и энергии" (Сукачев, 1957).

Конкретные фитоценозы с определенным составом доминантов или характерных видов, где наблюдаются сходные взаимоотношения между организмами, между ними и средой и где одинаковы условия, называют ассоциацией (Сукачев, 1949, 1954). "Тип биоценоза... во многих случаях совпадает с растительной ассоциацией" (Сукачев, 1957), рассматриваемой как динамическая система.

При горизонтальном и вертикальном распределении прибрежных макрофитов ландшафтная карта фитоценозов в первом приближении может быть составлена по ландшафтной карте морского дна (К. Петров, 1974) — настолько взаимосвязаны характер бентоса и фаций дна. Определенным типам подводных физико-географических комплексов ландшафтов — особенностям рельефа, грунтов и гидрологического режима — может соответствовать характерная группировка фитоценоза.

КЛАССИФИКАЦИЯ МОРСКОЙ ДОННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Различное происхождение (морское и наземное) водной растительности, ее принадлежность к таким разным систематическим группам, как низшие споровые (морские водоросли) и высшие цветковые (морские травы) растения, позволяют выделить эти же группы и в морской растительности (Постельс, Рупрехт, 1840; Шапова, 1948, 1957; Gessner, 1955).

В настоящее время используется классификация (Калугина-Гутник, 1975): водоросли (макро- и микро-) — *Thalassophycion*; травы — *Thalassorhizon*¹. В зависимости от экологии, среды обитания, грунта различаются классы сообществ (Калугина, 1973) фитобентоса, например, грунтов, твердых (*T. sclerochthonophytia*) или мягких (*T. malacochthonophytia*), прибойных и защитных мест (Возжинская, 1964, 1966, 1967), освещенных и затененных. Терминология может быть обширной в зависимости от комплекса факторов.

Как принято в геоботанической литературе, в каждый класс входит группа сообществ зеленых, бурых и красных водорослей (отделы *Chlorophyta*, *Phaeophyta*, *Rhodophyta*), а также морских трав (*Thalassospermatophyta*).

При изучении подводных сообществ донной растительности Белого моря проведен количественный учет макрофитов ($г/м^2$), выделение руководящих и доминирующих в составе видов по численности и биомассе (*N*, *W*), занимаемой ими площади дна (*S*), их развитию в сезонах, продукции (*P*), размещению по глубине, ярусности произрастания; площадь выявления — $1 м^2$.

В гидрботанической литературе обычно за основу принимается номенклатура фитоценозов, по В.В. Алехину (Александрова, 1972; Калугина-Гутник, 1975; К. Петров, 1974), так называемой скандинавской геоботанической школы. Структура фитоценозов Белого моря моно- и полидоминантная — в зависимости от числа доминирующих в нем видов растений. Ассоциации называются по доминантам каждого яруса, начиная с верхнего; названия доминантов одного яруса объединяются знаком +, разных ярусов — знаком —.

В фитоценотической структуре Белого моря характеристика проводится согласно вертикальному распределению макрофитов в пределах ассоциаций, по принятому в отечественной геоботанике описанию: доминанты, субдоминанты, сопутствующие формы; виды 1-го, 2-го и 3-го яруса в соответствии с их высотой над субстратом, достигающей 5 м и более. Преобладающее развитие в бассейне получают крупные формы и большинство других видов на твердых грунтах. Эти сообщества твердых грунтов (*T. sclerochthonophytia*) приурочены к западным и северо-западным берегам Белого моря, сложным из твердых кристаллических пород. В свою очередь сообщества различаются на берегах, которые открыты воздействию прибоя или защищены от него. На одних и тех же грунтах различаются растительные сообщества в осушной зоне и sublitorali.

На мягких грунтах в растительности получают особое развитие специфические ассоциации со свойственным только им видовым составом водо-

¹ *Thalassia* (греч.) — море; *phycae*, *phyta* — водоросли; *rhizon* — травы (лат.).

рослей или высших растений. А.А. Калугина-Гутник (1975) в сообщества мягких грунтов относит только цветковые растения (*Thalassopodium malacothorphytia*).

Мягкие грунты составляют значительную часть прибрежной полосы Беломорья: районы Мезенского залива, Зимнего берега, куты Кандакшского и Онежского заливов, где скапливается значительное количество нитчатых (зеленых, бурых и диатомовых), часто неприкрепленных водорослей; нередко обнаруживаются разреженные заросли морских трав. В местах, где преобладают мягкие грунты и где ранее считалась более развитой травянистая растительность, доминантом оказывается водорослевый покров из мелких нитчатых и микроскопических диатомовых водорослей. Они обычно развиваются в нижнем ярусе ассоциаций. Вероятно поэтому они были пропущены при первоначальных, предшествующих нашим, обследованиях побережий.

Несмотря на отсутствие крупных, типичных "гигантов" в донной флоре мягких грунтов Белого моря, другие низкорослые виды обеспечивают довольно высокие показатели растительной массы и продукции в районах, где доминируют рыхлые грунты.

Сообщества в указанных экотопах различаются по видовому составу донной растительности, показателям массы растений, их размещению по горизонтали и вертикали.

Большое значение в распределении растительности приобретает комплекс факторов, определяющих экологические особенности растительности Белого моря. Возможно, они характерны и для других морских бассейнов, в связи с чем мы считаем правомочным внести дополнения в классификацию, уже разработанную для донной растительности по Черному и Каспийскому морям (К. Петров, 1974; Калугина-Гутник, 1975), в представленной ниже схеме для Белого моря.

В окончательном виде растительность описывается на основании нашего материала. Как видно из данной схемы, водоросли и травы находятся в экологически сходных условиях. Доминирующее положение в донной растительности исследованного бассейна занимают водоросли (38 ассоциаций), а не травы (2 ассоциации).

СХЕМА ДОННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Структура морской растительности, объединяющая как систематические, так и экологические аспекты, представляется схематически следующим образом.

В Белом море морской фитобентос (*Phytobenthos marinus*) (= *Thalassium*) представлен двумя царствами – низших (I) и высших (II) растений.

I		II
(В) – Водоросли (<i>Thalassophycion</i>)	(Тр) – Травы (<i>Thalassopion</i>)	
Макрофиты (зеленые <i>Chlorophyta</i> , бурые <i>Phaeophyta</i> , красные <i>Rhodophyta</i>)	Микрофиты (диатомовые <i>Diatomeae</i> , синезеленые <i>Cyanophyta</i>)	Макрофиты <i>Spermatophyta</i> , <i>Monocotyledonales</i> , <i>Zosteraceae</i>

В экологическом аспекте фитобентос разделится на:

(В) Грунтов	Твердых (<i>T. sclerochthonophytia</i>)	Мягких (<i>T. malacochthonophytia</i>)	(Тр.) Грунтов твердых, мягких
(В) Прибойных мест	Защищенных мест (<i>T. protectochthonophytia</i>)	(Тр.) Прибойных мест	Защищенных мест
(В) осушной зоны (<i>T. litoralischthonophytia</i>)	Верхней сублиторали (<i>T. sublitoralichthonophyceae</i>)	(Тр.) Осушной зоны	Верхней сублиторали

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ДОННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Структура донной растительности Белого моря выявлена нами на основании изучения водных растительных сообществ как осушной зоны (супралиторали и литорали), так и сублиторали до нижней границы распределения морских растений. Составлены перечень (табл. 4 см. вкл.) и описание фитоценозов Белого моря, развившихся вследствие исторических причин и имеющих относительно устойчивый характер.

Основой растительности макрофитобентоса в осушной зоне и верхней сублиторали Белого моря являются водоросли четырех отделов: синезеленые, зеленые, бурые и красные и морские цветковые растения.

Растительные ассоциации прибрежных зон Белого моря названы по доминирующим в них по массе и численности видам. Выявлено 40 ассоциаций, описываемых нами в соответствии с правилами отечественной гео- и гидрботанической номенклатуры. В 8 ассоциациях руководящими формами являются зеленые водоросли, в 17 — бурые, в 13 — красные; в 2 ассоциациях доминируют морские травы. Характерно преобладание ассоциаций с бурыми видами водорослей, как и во всей альгофлоре. Массовое распространение в водоеме занимают определенные группы сообществ. Роль различных ассоциаций в макрофитобентосе соответственно неравнозначна. Наиболее развиты ассоциации фукусовых, ламинариевых, нитчатых бурых и зеленых водорослей, а также некоторых глубоководных красных водорослей.

Большинство растительных сообществ отмечается и в морях северо-восточной части Атлантического океана (Chapman, 1946, 1962; Hoek, 1975; Dawson, 1966; Kristiansen, 1972; Jorde, 1966; Mann, 1972, 1973; Duddington, 1964; Neushul, 1965; North, 1961; Printz, 1955, 1959; Scagel, 1961; Sundene, 1953; Widdowson, 1965).

В Белом море в 23 ассоциациях представлены многолетние макрофиты, в 6 — однолетние; 7 ассоциаций встречается летом, 4 — весной или осенью. Большинство ассоциаций приурочено к нижней литорали и фотофильному горизонту сублиторали. Растительность сциафильного горизонта сублиторали бедна (2—3 ассоциации).

ОПИСАНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ БЕЛОГО МОРЯ

UROSPORA PENICILIFORMIS + ULOTHRIX FLACCA

Фитоценозы одноярусные, однолетние, олигодоминантные, сомкнутые, общее проективное покрытие 40–90%. Ассоциация представлена тонкочитчатыми зелеными водорослями, высотой не более 2 см, обычно сплошь устилающими поверхность валунов и камней. Биомасса колеблется от 20 до 230 г/м². Ассоциация встречается в супралиторали и реже в первом горизонте литорали, обычно в слабо защищенных от волнения местах. Видовой состав водорослей в ассоциации довольно беден — не более 6 видов.

Распространение: ассоциация широко представлена на каменистых грунтах литоральной зоны Белого моря, за исключением сильно опресненных мест. Годовая продукция ассоциации может достигать 1,5 кг/м².

UR. PENICILIFORMIS + RHIZOCLONIUM RIGIDUM + RH. TORTUOSUM

Фитоценозы одноярусные, однолетние, сезонные, полидоминантные, общее проективное покрытие до 90%, высота покрова не более 1,5 см. Ассоциация встречается в расщелинах валунов и камней, реже среди других видов водорослей. Биомасса не превышает 260 г/м². Ассоциация, как и предыдущая, встречается в нижней супралиторали и в первом горизонте литорали, в местах интенсивного перемешивания вод, в прибойной зоне.

Распространение ассоциации повсеместное в указанных условиях, за исключением опресненных участков. Годовая продукция зарослей — до 0,75 кг/м².

ENTEROMORPHA PROLIFERA + ULVARIA OBSCURA

Фитоценозы одноярусные, однолетние, сезонные, полидоминантные, полусомкнутые, со средним развитием растительного покрова, высотой до 23 см, проективное покрытие 60%. Доминантами служат два вида энтероморфы в зависимости от окружающих благоприятных условий: первый вид доминирует в несколько опресненных местах, второй — в более загрязненных. Среди сопутствующих видов водорослей отмечается 8 видов. Ассоциация встречается в средней и нижней литорали. Биомасса превышает 1200 г/м². Годовая продукция составляет 1800 г/м². Массовое развитие ассоциации наблюдается в конце лета. Распространение двух первых компонентов ассоциации повсеместное, ульвария имеет более ограниченное распространение.

ULVA LACTUCA + CHAETOMORPHA CRASSA + CERAMIUM STRICTUM + SCYTOSIPHON LOMENTARIA

Фитоценозы двухъярусные, однолетние, сомкнутые, олигодоминантные, со средним развитием растительного покрова, высотой до 45 см, в летнее время в хорошо прогреваемых мелководьях ульва почти сплошным светло-зеленым ковром устилает обширные участки дна, площадь покрытия — 70%, биомасса — 1350 г/м². Массовое развитие ассоциации отмечается в июле — начале августа, она занимает нижнюю литораль, реже — в верхней

части сублиторали. В состав ассоциации может входить 14 видов водорослей. Чаще других встречается хэтоморфа, предпочитающая участки со слабым током воды, занесенный песком грунт. Годовая продукция — до 5 кг/м^2 . Распространение — Онежский, Кандалакшский заливы, Соловецкие острова.

CLADOPHORA SERICEA + PYLAIELLA LITORALIS +
ECTOCARPUS CONFEROIDES

Фитоценозы одноярусные, однолетние, сезонные, сомкнутые, олиго- или полидоминантные, ассоциация широко представлена на мягких грунтах прибрежных мелководий, где она занимает почти всю поверхность дна, до 100% площадь покрытия, особенно в участках со слабым током воды, где она образует спутанные, похожие на войлок, заросли. Биомасса — до $2,1 \text{ кг/м}^2$, годовая продукция — $5,6 \text{ кг/м}^2$.

Распространение повсеместное, на заиленных мягких субстратах, в опресненных местах, особенно массовая ассоциация в конце лета и в теплые годы; ассоциация включает 8—10 видов водорослей-макрофитов, которые в конце вегетационного периода в массе покрываются диатомеями.

CLADOPHORA RUPESTRIS + FURCELLARIA FASTIGIATA
+ STICTYOSIPHON TORTILIS

Фитоценозы одноярусные, многолетние, моно- и полидоминантные, сомкнутые, высотой до 10 см, площадь покрытия — до 30%, биомасса — 545 г/м^2 . Годовая продукция — не более 1 кг/м^2 . Ассоциация встречается в нижней литорали и верхней сублиторали, на каменистых грунтах, предпочитает чистые, незагрязненные, прозрачные воды с нормальной соленостью. Распространение — на юго- и северо-западных побережьях, в местах интенсивного перемешивания вод.

SPONGOMORPHA AERUGINOSA + CHAETOMORPHA MELAGONIUM

Фитоценозы одноярусные, однолетние, монодоминантные, высотой до 8 см, биомасса — до 100 г/м^2 , площадь покрытия — 10—15%, встречаются летом, на каменистых грунтах, в проточных местах нижней литорали и верхней сублиторали, предпочитают прогреваемые участки дна, нередко под покровом фукусовых. Распространены на юго-западных и западных берегах бассейна.

ACROSIPHONIA SONDERI + PYLAIELLA LITTORALIS

Фитоценозы одноярусные, однолетние, сезонные, полидоминантные, сомкнутые, высотой до 8 см, площадь покрытия — 30—50%, биомасса $200\text{--}720 \text{ г/м}^2$, годовая продукция — $2,8 \text{ кг/м}^2$.

Ассоциация характерна для мягких грунтов осушной зоны, особенно в опресненных защищенных участках, где нитчатые водоросли ассоциации нередко сплошь покрывают дно. Распространение повсеместное.

PYLAEILLA LITTORALIS+ECTOCARPUS CONFERVOIDES

Фитоценозы одноярусные, однолетние, полидоминантные, высотой до 30–35 см, площадь покрытия 15–80%, биомасса – 300–1300 (2100) кг/м², годовая продукция – 5–7,5 кг/м². В ассоциацию включается 10 видов водорослей, в зависимости от сезона и температуры воды.

Ассоциация характерна для мягких грунтов осушной зоны и верхней сублиторали. Обильное развитие водорослей в ассоциации наблюдается к концу лета и в теплое время в середине лета. Нередко эти водоросли становятся эпифитами на фукусовых и составляют уже другую группировку с фукусовыми доминантами. Кусты фукоидов покрываются зарослями из нитчатых водорослей.

Распространение повсеместное.

DICTYOSIPHON FOENICULACEUS + STICTYOSIPHON SP. SP.

Фитоценозы одноярусные, однолетние, полидоминантные, сомкнутые, высотой до 40 см, отдельные экземпляры в ассоциации достигали 53 см, площадь покрытия – 40–80%, биомасса – 1300–1800 г/м², годовая продукция – 6,4 кг/м². В ассоциацию входит 12 видов водорослей.

Распространение повсеместное, встречается в осушной зоне и верхней сублиторали, в полуоткрытых, слабозащищенных местах и в участках с пониженной соленостью, в массе развивается летом, включается в другую ассоциацию с фукусовыми в качестве эпифитов.

STICTYOSIPHON SUBARCTICULUTUS + ST. TORTILIS–PYLAEILLA SP. SP.

Фитоценозы двухъярусные, сомкнутые, сезонные, летние и раннеосенние, биомасса – до 1,5 км/м², площадь покрытия – до 70%, продукция – 2,6 кг/м². Встречается в различных участках побережья, преимущественно в защищенных участках нижней литорали и верхней сублиторали, нередко в загрязненных и опресненных участках. Распространение повсеместное, на каменистых и рыхлых грунтах.

SCYTOSIPHON LOMENTARIA + CHORDARIA FLAGELLIFORMIS

Фитоценозы двух- и многоярусные, многолетние, сомкнутые, высотой до 50 см. Площадь покрытия – 40%, биомасса – до 1350 г/м². Годовая продукция – 2100 г/м².

Распространение ограниченное, в слабозащищенных от волнения местах (Соловецкие острова, остров Жижгин), иногда в опресненных (Зимний берег, Мезенский залив), где развивается на искусственном субстрате (гидротехнических сооружениях, сетях, установках марикультуры).

В ассоциацию входит 8–12 видов водорослей, в проточных участках на каменистых грунтах встречается вместе с кораллиной, на мягких грунтах – вместе с диктосифоном.

ECTOCARPUS CONFERVOIDES + ECTOCARPUS SP. SP.

Фитоценозы одноярусные, однолетние, полидоминантные, сомкнутые, высотой до 0,6 м, в среднем до 45 см, площадь покрытия – 35–80%, биомасса – 1150–2100 г/м². Годовая продукция – 8,9 кг/м².

Распространение повсеместное, встречается в осушной зоне и верхней сублиторали, в полукрытых, слабозащищенных местах и участках с пониженной соленостью, конец летних месяцев характеризуется обильным развитием ассоциации, в которую входит 8–10 видов водорослей. Представители ассоциации могут быть эпифитами.

CHORDA FILUM + CH. TOMENTOSA –
STICTYOSIPHON SUBARTICULATUS

Фитоценозы двухъярусные, многолетние, монодоминантные, сомкнутые, высотой до 1,5 м. Площадь покрытия – до 60%, биомасса – 620–2175 г/м². Годовая продукция – 6,2 кг/м².

Распространение ассоциации повсеместное в Белом море, за исключением сильно опресненных или незащищенных от интенсивного волнения мест. В ассоциацию входит до 9 видов водорослей, представители которых встречаются и в других ассоциациях. В конце лета ассоциация развивается в массе в защищенных от волнения, но проточных местах, на глубине до 5 м.

LAMINARIA SACCHARINA + L. DIGITATA +
DESMARESTIA ACULEATA

Фитоценозы двух- и многоярусные, многолетние, полидоминантные, сомкнутые, высотой до 5,3 м. Площадь покрытия – до 40–80%, биомасса – до 26 кг/м², годовая продукция – более 30 кг/м².

Распространение повсеместное на каменистых грунтах, в слабозащищенных и защищенных от воздействия морского прилива участках, где образует обширный пояс зарослей на глубине от 0,5 до 12 м, шириной от 50 м до нескольких километров, в среднем до 800 м.

Одна из наиболее характерных ассоциаций Белого моря; ее распределение в глубину определяется структурой дна и световым порогом, ограничивающими нормальный обмен с окружающей водной средой и рост ламинарий. В ассоциацию входит до 28 видов других водорослей, некоторые из них являются эпифитами многолетнего стволика ламинарий. Биологические особенности ламинарий, их рост и развитие неодинаковы как у разных видов, так и у разновозрастных особей. Наибольшая численность наблюдается на первом году жизни. Основная промысловая ассоциация.

LAMINARIA SACCHARINA – (+) PALMARIA PALMATA –
CLADOPHORA RUPESTRIS

Фитоценозы двухъярусные, многолетние, полидоминантные, сомкнутые, высотой до 4,5 м, площадь покрытия – до 80%, биомасса – 3,4–7,8 кг/м². годовая продукция – 18 кг/м².

Распространение повсеместное на твердых грунтах в слабоприбойных и проточных местах с массовым развитием на глубине до 7 м. В ассоциацию входит 15 видов водорослей; ассоциация приурочена обычно к верхним границам пояса сублиторальных ламинариевых водорослей.

Таблица 4
Видовой состав массовых форм и их распределение в фитоценозах побережий Белого моря (в скобках даны площадь покрытия % и биомасса в г/м²)

Зона	Температура, °С, июль	Воронка		Горло		Кандалакшский залив		Онежский залив		Соловецкий архипелаг (158 видов)	Двинский залив	
		Мурманский берег, Лумбовский залив (122 вида)	Каннинский и Карельский берега (111 видов)	Терский берег (134 вида)	Зимний берег (103 вида), Мезенский залив (89 видов)	Терский берег (143 вида)	Карельский берег (132 вида)	Поморский берег (142 вида)	Лямецкий берег (115 видов)		Летний берег (132 вида)	Зимний берег (86 видов)
Супралиг-гораль	12-15 (до 25)	Urospora, penicilliformis Ulothrix, фласса (80; 210) 1-2 ассоц. Rhizoclonium (80; 260) rigidum	Urospora (70; 180)	Urospora, Ulothrix (80; 240)		Calothrix (20; 80) Rhizoclonium (65; 220)				Urospora, Rhizoclonium (90; 210)	Urospora (40; 230)	Enteromorpha (30) 1200) Cladophora, Acrosiphonia (40; 720)
	I			Rhizoclonium (80; 250) Porphyra (80; 1100)	Urospora, Rhizoclonium, Percusaria (40; 150)	Porphyra (30; 350)		Urospora, Ulothrix, Rhizoclonium (90; 100)				
Литораль	11-13	2-3 ассоц. Fucus vesiculosus (40; 2100) F. distichus (30; 1600)	Fucus (40; vesiculosus 1150-2000)	Fucus (60-80; vesiculosus 5200-5600)		Fucus vesiculosus (40; 80; 800-3010), Pelvetia canaliculata (40; 800) Prodochloron (60; 80); Sphacelaria (50; 130)		Fucus distichus + F. vesiculosus (80; 80; 2600) Pelvetia (60; 1600)		Enteromorpha (30; 950) Pylaiella (25; 300)		
	II											
	10-12	5 ассоц. Pylaiella, Ectocarpus (35; 800) Halosaccion (30; Porphyra 850) Ascophyllum (40; 3200) Cladophora (30; 260) F. serratus (25; 1600) Jaminaria (25; 1600) Laminaria (25; 1200) Palmaria (40; 1200) Ahnfeltia	Pylaiella, Ectocarpus (15; 300) Halosaccion, Palmaria, Chondrus (20; 650) Ascophyllum (35; 1450) Cladophora (25; 240) F. serratus (25; 1200) F. serratus (25; 1200) Ahnfeltia (25; 710)	F. distichus Chondrus, Furcellaria, Halosaccion (40; 1200) Sphacelaria arctica + Sph. plumosa (60; 710) Ascophyllum (80; 9600) Palmaria (Coral- (40; 1800) Ahnfeltia (40; 1800) Fucus serratus (30; 1500)	(Cladophora, Pylaiella, Ectocarpus: 40-80; 400-2100) Enteromorpha (60; 2500-3100)		Fucus distichus (30-50; 1000-3500) Acrosiphonia (20; 405); Pylaiella, Ectocarpus (80; 1300), Chordaria, Halosaccion (10-25; 410-460). Corallina, Furcellaria (55; 800). Corallina, Furcellaria (80; 9600) Palmaria (Coral- (40; 1800) Ahnfeltia (40; 1800) Fucus serratus (30; 1500)		F. distichus F. vesiculosus (80; 5800) Rhodoimela + Ectocarpus, Ascophyllum (60; 7800) Corallina (60; 570)	Pylaiella Dictyosiphon (60; 1800) Palmaria (45; 1500) Fucus vesiculosus (30; 1100)	Fucus vesiculosus (80; 5900) Pylaiella, Ectocarpus, Dictyosiphon, Sphacelaria (60; 1150) Corallina + Scytosiphon (60; 1200). Ascophyllum (60; 4200) F. serratus (40; 3150)	Fucus vesiculosus (60; 2050-3470) Pylaiella, Ectocarpus, Ascophyllum (60; 5800) Palmaria, Pantoneura, Corallina, Halosaccion (30; 1350)
III												
Фитогильный 2-12 (15) м	9-11	6-8 ассоц. Chondrus (20; 1300) Laminaria saccharina (55; 5100)	Laminaria saccharina (30; 1350) Chorda (15; 820)	Cladophora (20; 100) Laminaria saccharina (40; 2760) F. vesiculosus (35; 6100)	Fucus vesiculosus (10; 250) Laminaria saccharina (10; 300)	Ahnfeltia (20-30; 750-1300) Chaetomorpha, Euthora (15; 180)		F. serratus-Ahnfeltia (30; 1680); (60-80; 2500-1600) Chorda (50; 1200) Saccorhiza + Alaria (20; 950)	Ahnfeltia, Rhodomela, Zostera (30; 420)	Ahnfeltia (60; 2300) Pantoneura + Polysiphonia (50; 730)	F. serratus (30; 1680) F. vesiculosus f. giganteus (50; 8600) Chorda (40; 620-1800)	Chorda (20; 1300)
	8-10	12 ассоц. L. digitata (85; 6800) Desmarestia + Alaria (35; 3200) Plumaria, Ptilota, Chordaria (20; 1150) 16 ассоц.	Zostera (15; 270) Odonthalia (20; 310) L. digitata (50; 1500-2000) Desmarestia (10; 620)	L. digitata (60; 3980) Alaria esculenta (30; 3900) Ahnfeltia + Furcellaria (25; 1200) Chorda, Desmarestia (60; 1300) + Zostera (20; 380) marina	Dictyosiphon, Scytosiphon (35; 1500) Zostera (20; 470) Polysiphonia, Phyllophora (10; 80)	Laminara saccharina (80; 5010 до 26000). F. vesiculosus f. giganteus (40; 7150). L. digitata (50; 500-2500 до 18000). Desmarestia (30; 500), Alaria, Saccorhiza (25, 1360), Plumaria, Ptilota, Phycodrys, Polysiphonia, Odonthalia (10; 200-300) Lithothamnion (60; 550)		Laminaria saccharina (60-70; 3200-13600) F. vesiculosus f. giganteus (45; 14600) L. digitata (80; 5300-20600) Ptilota, Plumaria (40; 300) Odonthalia, Phyllophora (40; 540)	Laminaria saccharina (40; 2600), Pantoneura (30; 310) Polysiphonia, Ptilota, Odonthalia (30; 520)	F. vesiculosus f. giganteus (40; 12600). Ulvaria, Euthora (80-70; 210-350) Chorda (60; 3150) Laminaria saccharina (80; 3400-7800), L. digitata (80; 2100-9350), Cladophora (10; 180)	Ahnfeltia (60; 2100) Laminaria saccharina (40; 3200), L. digitata (40; 2800-8100) Palmaria, Furcellaria (25; 730) Desmarestia (30; 1600)	Laminaria saccharina (15; 820)
	5-8											
	2-3	Delesseria, Polysiphonia, Odonthalia (25; 450-620)	Ptilota, Phycodrys, Phyllophora, Polysiphonia, (10; 250)	Pantoneura, Euthora, Ptilota, Odonthalia, Polysiphonia, Phyllophora (20-30; 510-860)						Lithothamnion (30; 225)	Phyllophora (25; 310)	Phyllophora, Ptilota, Polysiphonia (20; 560)
Сцифагильный 15-25 м	5 ассоц. Lithothamnion sp. sp. (60; 680)							Phyllophora, Polysiphonia (10; 50-400)				
	1-2	2-3 ассоц.						Lithothamnion sp., sp. (40-60; 550)		Lithothamnion (45; 410)		

L. SACCHARINA – ANNFELTIA PPLICATA –
LITHOTHAMNION SP. SP.

Фитоценозы многоярусные, многолетние, полидоминантные, полусомкнутые, со средним развитием растительного покрова, высотой до 4 м, проективное покрытие 40(80)%. Руководящими являются все три вида ассоциации, в которую сопутствующими формами входят 12 видов водорослей. Биомасса не превышает 4 кг/м², в среднем – 1,2 кг/м², годовая продукция – около 6 кг/м².

Распространение повсеместное в тех же условиях, что и предыдущая ассоциация; предпочитает более проточные места до глубины 5 м, занимает только каменистые грунты, камни высланы литотамниями, на которых развивается плотный покров анфельдии; из ее зарослей обычно подымаются отдельные ламинарии. Данная ассоциация ценна в промысловом отношении, так как промысловым объектом в ней служит анфельдия, часто выбрасываемая на берег осенними штормами; летом анфельдию собирают небольшой драгой; соскребают водоросли с боковых стенок камней.

L. DIGITATA – DESMARESTIA ACULEATA –
PTILOTA PECTINATA

Фитоценозы многоярусные, многолетние, моно- и полидоминантные, полусомкнутые, высотой до 6 м, площадь покрытия – до 80%, биомасса – до 26,8 кг/м², средняя – 2,55 кг/м². Годовая продукция – 32,4 кг/м².

Распространение повсеместное в слабозащищенных участках и сильно прибойных местах, на глубине 3–12 м; из-за различной степени прибойности пластины ламинарий претерпевают значительные морфологические изменения. Десмарестия встречается всегда в ассоциации как второй руководящий вид, но с меньшей массой и меньшей высотой слоевищ (не более 1,8 м). Птилота нередко становится эпифитом стволика ламинарий. Ассоциация прослеживается до глубины 15 м. В сообщество входит 22 вида водорослей.

L. DIGITATA + ALARIA ESCULENTA + SACCORNIZA DERMATODEA

Фитоценозы одно- и двухъярусные, многолетние, полидоминантные, высотой 0,8–4 м, сомкнутые, со средним развитием растительного покрова, проективное покрытие – 25–80%, биомасса – до 18 кг/м², продукция – 26 кг/м².

Наибольшее распространение отмечается у Кольского полуострова, в Горле и Воронке Белого моря, на каменистых грунтах, в участках с интенсивным движением воды, в местах с сильными приливо-отливными течениями и подверженных воздействию прибоя. Ассоциация часто встречается на подводных отмелях – коргах, вдали от берега. Ассоциацию входит до 20 видов, в основном, красных водорослей, не образующих значительных зарослей. Ассоциация наиболее характерна для чистых морских вод, встречается до глубины 10 м.

PELVETIA CANALICULATA – HILDENBRANDTIA PROTOTYPUS

Фитоценозы двухъярусные, многолетние, олигодоминантные, высотой до 12 см, проективное покрытие – до 50%, биомасса – 1,2 кг/м², годовая продукция – 2,1 кг/м².

Распространение в Кандалакшском и Онежском заливах приурочено к защищенным, прогреваемым участкам верхней литорали, обычно защищенным от прямого воздействия прибой. В прибойных участках занимает расщелины в скалах и боковые поверхности камней.

FUCUS DISTICHUS – SPHACELARIA SP. SP.

PYLAIELLA LITORALIS

Фитоценозы двухъярусные, многолетние, полидоминантные, высотой до 0,5 м, биомасса – 3,3 кг/м², годовая продукция – 7,6 кг/м², проективное покрытие – до 80%.

Распространение повсеместное, на каменистых грунтах средней литорали, в участках различной степени защищенности, влияющей на степень развития фукусового покрова. В ассоциации представлено 16 видов водорослей. На прибойных местах ассоциация встречается только на боковых поверхностях камней. Фукусовые служат промысловым объектом.

FUCUS DISTICHUS + F. VESICULOSUS + PALMARIA PALMATA

Фитоценозы одно- или двухъярусные, многолетние, полидоминантные, высотой до 51 см, проективное покрытие – до 80%, биомасса – 5,9 кг/м². Годовая продукция – до 16,7 кг/м². Ассоциация образует пояс в средней и нижней литорали, является господствующей в осушной зоне слабозащищенных и защищенных мест, на каменистых грунтах, распространение повсеместное в указанных условиях обитания. Среди сопутствующих отмечается 11 видов водорослей, обычно растущих под фукусовым покровом. Эти фукусовые начинают расти первыми из водорослей на литорали, покрытой ледовым припаем.

FUCUS VESICULOSUS F. GIGANTEUS + CHORDA FILUM

+ CH. TOMENTOSA – ECTOCARPUS SP. SP. – DICTYOSIPHON SP. SP.

Фитоценозы многоярусные, многолетние, полидоминантные, высотой до 1,8 м, проективное покрытие – до 50%, биомасса – 9,35 кг/м² (максимальная – 24,2 кг/м²), годовая продукция – 18 кг/м² (около 100 кг/м²). Биомасса фукуса в ассоциации может составлять 46,5 кг/м².

Ассоциация характерна для верхнего горизонта сублиторали, где образует обширные заросли в относительно спокойных проточных водах, на 0–2 м, иногда до 4 м глубины, особенно массовые заросли в Онежском и Кандалакшском заливах, у Соловецкого архипелага.

В ассоциацию входит до 11 видов водорослей; к осени фукусы в массе покрываются бурыми нитчатыми эпифитами, их биомасса бывает несколько большей, чем у водорослей нижнего яруса ассоциации.

ASCOPHYLLUM NODOSUM + FUCUS SERRATUS –
HALOSACCION RAMENTACEUM

Фитоценозы многоярусные, чаще двухъярусные, многолетние, полидоминантные, высотой до 1,5 м, проективное покрытие – 50–80%, биомасса – до 15,6 кг/м² (средняя – 8 кг/м²), годовая продукция – 19 кг/м². Ассоциация распространена повсюду на каменистых грунтах защищенных и слабоприбойных мест, в нижней литорали и самом верхнем горизонте сублиторали, у нуля глубин, где образует пояс. В ассоциацию входит до 10 видов водорослей, часть из них – сезонные формы.

ASCOPHYLLUM NODOSUM + PALMARIA PALMATA –
HALOSACCION RAMENTACEUM

Фитоценозы двухъярусные, многолетние, олигодоминантные, полусомкнутые, проективное покрытие 30–60%, биомасса – 1,5–4,2 кг/м², годовая продукция – 8 кг/м². Распространение повсеместное на каменистых грунтах нижней литорали, в слабозащищенных участках, в проточных местах. В ассоциацию входит 12 видов водорослей.

В конце лета пальмария достигает более 1 м высоты, пластины ее обесцвечиваются.

RHODOCHORTON PENICILLIFORME + SPHACELARIA ARCTICA

Фитоценозы одноярусные, сомкнутые, однолетние, сезонные, площадь покрытия – не более 60%, средняя биомасса – 130 г/м², годовая продукция – 0,5 кг/м². Распространение повсеместное на каменистых грунтах верхней и средней литорали.

DUMONTIA INCRASSATA + HALOSACCION RAMENTACEUM +
PORPHYRA HELENAE

Фитоценозы одноярусные, сомкнутые, высота покрова – до 18 см, площадь покрытия – до 40%, биомасса – 0,45–1,2 кг/м², годовая продукция – 0,9–1,5 кг/м². Распространение повсеместное на каменистых грунтах средней и нижней литорали слабозащищенных мест.

PORPHYRA LACINIATA + P. UMBILICALIS + ULVARIA OBSCURA

Фитоценозы одноярусные, однолетние, сезонные, полусомкнутые, олигодоминантные, высота покрова – 12 см, площадь покрытия – до 80%, биомасса – 0,35–1,1 кг/м², годовая продукция – 1,5 кг/м². Распространение повсеместное на каменистых грунтах прибойных мест, в верхней части осушной зоны.

LITHOTHAMNION COMPACTUM – CORALLINA OFFICINALIS

Фитоценозы двухъярусные, многолетние, сомкнутые, полидоминантные, высотой до 7 см, площадь покрытия – 80%, биомасса – 0,57–1,35 кг/м². Продукция неизвестна. Распространение повсеместное на каменистых грунтах нижней литорали и у верхней границы сублиторали в открытых участках.

L. POLYMORPHUM + L. CALCAREUM + LITHOTHAMNION SP. SP.

Фитоценозы одноярусные, многолетние, полидоминантные, площадь покрытия — до 80%, биомасса — 0,41–0,95 кг/м², продукция неизвестна. Распространение повсеместное на каменистых грунтах нижней литорали и сублиторали.

ANNFELTIA PLICATA + FURCELLARIA FASTIGIATA –
EUTHORA CRISTATA

Фитоценозы двухъярусные, многолетние, сомкнутые, полидоминантные, высотой до 21 см, площадь покрытия — до 60%, биомасса — до 2,3 кг/м², годовая продукция — до 4 кг/м². Ассоциация приурочена к каменистым грунтам нижней литорали и верхней сублиторали до глубины 3–5 м, распространение повсеместное в слабозащищенных и защищенных от воздействия прибоя местах, проточных в отлив, с более или менее интенсивным движением воды. В ассоциации встречается 8 видов водорослей. Анфельтия и фуцеллярия являются ценными промысловыми видами.

PHYLLOPHORA BRODIAEI + PH. TRUNCATA – LITHOTHAMNION SP. SP.

Фитоценозы двухъярусные, многолетние, полусомкнутые, полидоминантные, высотой до 15 см, площадь покрытия — 15%, биомасса — до 0,54 кг/м², годовая продукция — 0,85 кг/м². Ассоциация встречается в средней и нижней части фитали, до глубины 25 м. В ассоциации насчитывается 7 видов водорослей.

PTILOTA PECTINATA + PT. PLUMOSA + DELESSERIA SANGUINEA

Фитоценозы одно- и двухъярусные, многолетние, полусомкнутые, полидоминантные, высотой до 12 см, площадь покрытия — 20%, биомасса — до 0,65 кг/м², годовая продукция — 1 кг/м². Ассоциация встречается на разных грунтах в средней и нижней части фитали, включает 5–8 видов.

CORALLINA OFFICINALIS – CERAMIUM RUBRUM –
POLYSIPHONIA URCEOLATA

Фитоценозы двухъярусные, сомкнутые, многолетние и сезонные, биомасса — 885 г/м², продукция — 1,1 кг/м², площадь покрытия — 40–50%. Встречается на каменистых грунтах, проточных местах, в нижней литорали и верхней сублиторали, не глубже 5 м. Доминирует обычно кораллина, не получающая обильного развития, как в южных бассейнах.

Распространение преимущественно в западных районах Белого моря.

PHYLLOPHORA BRODIAEI + POLYSIPHONIA ARCTICA +
ODONTHALIA DENTATA

Фитоценозы одноярусные, многолетние, полидоминантные, разомкнутые, общее проективное покрытие — не более 20%, биомасса — 310–860 г/м². Распространение приурочено преимущественно к смешанным грунтам, в нижнем сциафильном горизонте сублиторали, на глубине 15–

25 м; встречается преимущественно у западных побережий бассейна, в незагрязненных участках со значительной прозрачностью воды. Другие виды ассоциации развиваются в качестве эпифитов на ламинариях и других крупных водорослях в фотофильном горизонте.

PH. BRODIAEI + PHYCODRYS ROSSICA – ANTITHAMNION BOREALE

Фитоценозы двухъярусные, виды, составляющие сообщество, многолетние и сезонные, олигодоминантные, проективное покрытие – 10–15%, биомасса – до 250 г/м². Высота растений не превышает 8 см. Встречается на смешанных грунтах, также преимущественно у западных прибрежий бассейна, отдельные виды эпифитируют на стволиках ламинарий. Распространение только в сциафильном горизонте при низкой температуре воды, где не образует массовых зарослей, рост водорослей медленный; ассоциация развита и зимой.

PTILOTA PECTINATA + POLYSIPHONIA ARCTICA + TURNERELLA PENNYI

Фитоценозы одно- и двухъярусные, многолетние, разомкнутые, высотой до 9 (12) см, олигодоминантные, проективное покрытие – не более 15%, биомасса – 570 (до 620) г/м² (в среднем – около 300 г/м²). Встречается на каменистых и смешанных грунтах преимущественно сциафильного горизонта сублиторали в водах большой прозрачности, редко отмечается и в фотофильном горизонте, в участках с интенсивным движением воды, с пониженной температурой, часто обнаруживается зимой, темп роста водорослей замедленный; ассоциация наиболее распространена по Терскому и Мурманскому берегам.

PTILOTA PLUMOSA + PT. PECTINATA + ODONTHALIA DENTATA – LITHOTHAMNION SP.

Фитоценозы, двухъярусные, многолетние, полидоминантные, полусомкнутые, высотой до 5 см, проективное покрытие – 40–60%, биомасса – 250–650 г/м². Встречается на каменистых грунтах западного и северо-западного побережий, в нижней сублиторали, иногда отмечается на каменистых субстратах выходов коренных пород восточных побережий бассейна. Распространена в незагрязненных водах, преимущественно с низкой температурой, темп роста видов водорослей медленный, массовые скопления редко встречаются, наиболее заметны в зимний период.

ZOSTERA MARINA

Фитоценозы многоярусные, многолетние, полусомкнутые, олигодоминантные, высотой до 0,48 м, площадь покрытия – 20–30%, биомасса – 0,27–0,42 кг/м², годовая продукция не превышает 1 кг/м². Ассоциация, как и все заросли с зостерой, встречается на мягких грунтах в защищенных, часто опресненных участках. Распространение, бывшее много лет назад повсеместным, претерпело существенные сокращения, в настоящий момент отмечается в ряде мест восстановление зарослей до нормального состояния (Вехов, 1985).

Фитоценозы двух- и одноярусные, сомкнутые, одно- и многолетние, высотой до 40 см, биомасса — 0,3–0,35 кг/м² (максимальная — 1,37 кг/м²), встречается на мягких грунтах в кутовых опресненных участках заливов, где образует вместе с другими нитчатыми водорослями массовые скопления из листьев зостеры, перепутанных нитями водорослей. Обитает в нижней литорали и у нуля глубин, выдерживает значительное опреснение, образует "няшу" в мелководных участках. Распространение — на юго-восточных и восточных берегах бассейна. Рост нитчатых форм в ассоциации ускорен в летний период.

ОСОБЕННОСТИ ГОРИЗОНТАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ДОННЫХ МАКРОФИТОВ НА БЕРЕГАХ БЕЛОГО МОРЯ

Побережья Белого моря различаются между собой очертаниями береговых линий, гидрологической структурой, степенью защищенности от волнового воздействия, ритмом приливо-отливной волны и ее высотой, действием приливных течений, их скоростью вдоль берегов, прозрачностью воды, рельефом дна и его осадками, развитием ледового покрова, продолжительностью полярного дня, соленостью. Распределение донных макрофитов обуславливается воздействием комплекса факторов, неоднородными условиями прибрежных зон (Whitford, 1966; Ю. Петров, 1974). Созданию пояса растительности Белого моря способствуют: обширное мелководье, отмели с каменистыми грунтами, отсутствие сильного волнения, значительная изрезанность береговой линии, интенсивные течения, достаточная солнечная радиация в полярный день, обилие биогенных и минеральных солей. Хорошо развитая донная растительность прослеживается только на западных побережьях бассейна.

В табл. 4 представлены видовой состав доминирующих видов макрофитов, ассоциации растительных сообществ, с указанием их биомассы и площади покрытия (в пределах зарослей) в осушной зоне и в сублиторали, до нижней границы фитали¹ на всех берегах Белого моря. Как видно из табл. 4, рис. 4–6, распределение донных макрофитов на берегах бассейна неодинаково. Особенно различается донная растительность западных и восточных побережий моря; у последних обедняется растительность за счет возрастания континентальности климата и изменения грунтов.

Растительность Кандалакшского залива, западной части Онежского, Мурманского берега Горла и Воронки, с одной стороны, и растительность Двинского, Мезенского, восточной части Онежского заливов, восточных берегов Горла и Воронки — с другой, различаются между собой не только составом руководящих форм фитобентоса, но и количественными их характеристиками: наиболее высокая биомасса водорослей отмечается на западных берегах бассейна.

Согласно описанию прибрежной растительности побережий бассейна, выявляется значительная разница в растительном покрове прибрежных

¹ Термин "фиталь", впервые примененный Ремане (Remane, 1933) для обозначения зоны растительности в сублиторали, используется в гидробиологической литературе (Голиков и др., 1974; Peres, 1961, 1966).



Рис. 4. Валунно-галечная осушная зона в районе Соловецких островов, пос. Реболда
На переднем плане видны фукоиды

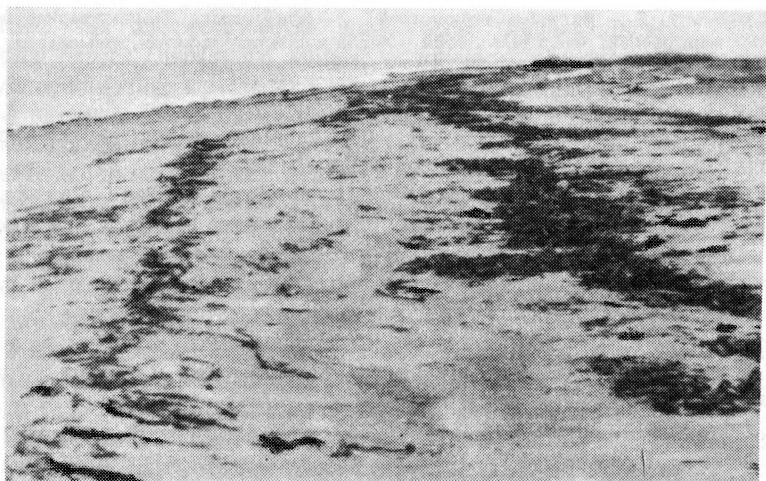


Рис. 5. Песчано-илистая осушная зона в районе Мезенского залива
На переднем плане видны скопления выбросов водорослей

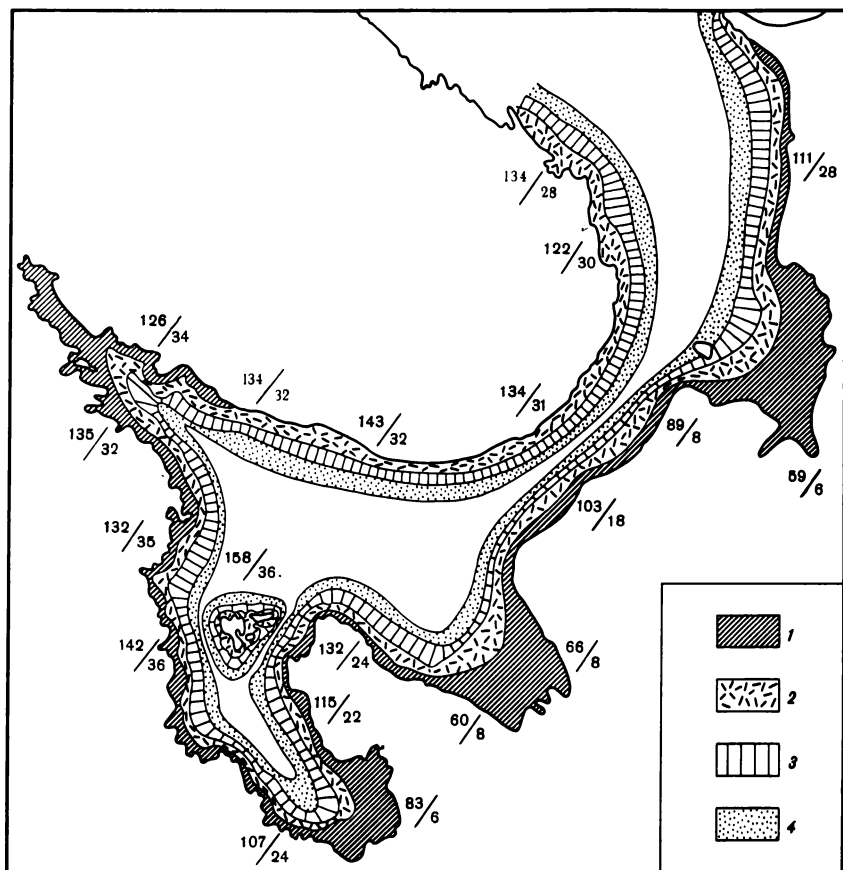


Рис. 6. Фитоценотическая структура Белого моря

Ассоциации: 1 – нитчатых водорослей; 2 – фукусовых; 3 – ламинариевых; 4 – красных водорослей; числитель дроби – число видов макрофитов, знаменатель – число ассоциаций

зон западных (северо-западных и юго-западных) и восточных (северо-восточных и юго-восточных) берегов Белого моря.

Прежде всего отмечается различие в видовом составе альгофлоры, фитогеографическая характеристика которой также неоднородна в западных, южных и северо-восточных берегах моря: к северо-востоку увеличивается содержание более холодноводных видов (арктических и арктическо-высокобореальных) (см. гл. II). Общие климатические факторы определяют не только состав флоры, но и сказываются на росте, развитии, сроках вызревания, накоплении массы, размножении и других биологических особенностях водорослей.

Действительно, протяженность беломорских прибрежий в меридиональном направлении определяет разницу в сроках начала льдообразования – более раннего в северо-восточных районах, так что начало осени приходится на август. Сказывается суровость континентального климата и близость

Арктики. Ледовый покров переходит на позднюю весну и даже на лето (июнь). Отмечаются не только низкие весенние температуры воды, но и пониженная солнечная радиация под водой. Несмотря на начало полярного дня, нередко летом заморозки, ход шуги из рек.

Короткий вегетационный период в северо-восточных районах уменьшается почти на три недели — месяц по сравнению с вегетацией донных водорослей в юго-западных районах бассейна. В связи с этим в северо-восточных районах Белого моря с изменением климата изменяется и морфология водорослей: они имеют уменьшенные, иногда даже карликовые размеры по сравнению с теми же видами западных побережий (например, ламинарии, фукусовые, пальмария, анфельция, хорда, диктиосифоны, одонталлия и др.). За короткое полярное лето северные формы успевают достичь только одного пика в накоплении массы, в то время как юго-западные формы имеют два (три-четыре у нитчаток) пика.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИБРЕЖНЫХ ЗАРОСЛЕЙ МАКРОФИТОВ БЕЛОГО МОРЯ И СТРУКТУРЫ ДНА

Характерной чертой прибрежной растительности Белого моря является ее тесная связь с геоморфологической структурой дна береговой зоны, особенностью которой оказывается наличие и широкое распространение подводных террас и бенчей (Лонгинов, 1963; Медведев, 1972). Они тянутся вдоль берегов до глубины 10—12 м и обрываются уступами высотой 15—20 м, за ними продолжают песчано-илистые грунты (Авилов, 1956; Невесский и др., 1977).

На основании обследований подводной донной растительности показано, что распределение макрофитов, их массовое развитие, особенно промысловых форм, находится в тесной зависимости от рельефа и осадков в прибрежной зоне мелководья. Выявляется следующая закономерность: заросли крупных растений (ламинарий, алярий, фукоидов, десмарестий) в общем повторяют конфигурацию крупных обломочных осадков, морен и бенчей. Они прослеживаются вдоль всего Кандалакшского залива, западного берега Онежского залива, Соловецких островов. Карельскому берегу свойственны кристаллические породы с ледниковыми осадками. Именно на этих берегах отмечаются скопления промысловых макрофитов.

Выходы коренных пород, крупнообломочные осадки (валуны, галька) прослеживаются и на мысах восточного берега Онежского залива, Онежского полуострова. Такие выходы имеются у отдельных островов (Жужмуй, Мяг-остров) и в бассейне (Жижгин). На всех этих участках и располагаются заросли макрофитов. Они тянутся вдоль подводных кос — отмелей, на лудах и коргах, однако не достигают особо мощного развития, как на участках с кристаллическими породами.

В северо-восточной части Белого моря подводные террасы покрыты современными песчаноилистыми и илистыми осадками, за исключением мысов и островов (Моржовец, Горло), где обнажаются коренные породы или морены. Свообразный тип осадков формируется в кутах заливов: серый полужидкий ил, иногда зеленовато-серый ил с вкраплениями черного ила, обогащенного органическим веществом. Эти илы устилают мелководные участки дна, особенно в защищенных местах.

На таких мягких грунтах (илах, песке, мелком гравии) не растут крупные многолетние водоросли. Даже если на первом году жизни они и сумеют прикрепиться и прорасти до небольших размеров, то позднее их переносит вместе с субстратом приливо-отливное или обычное течение в другое место или сносит на глубину с последующим захоронением. На песчано-илистых грунтах доминируют мелкие водоросли с нитчатой структурой слоевища из отделов зеленых, бурых и синезеленых, биомасса которых, однако, уступает растительности камней.

Наиболее богатые заросли крупных водорослей (по количеству видов и величине биомассы) приурочены к юго-западным районам Белого моря. К северу и северо-востоку бассейна уменьшается число видов, густота зарослей и общая биомасса растений. Общее обеднение растительности идет за счет выклинивания крупнообломочных грунтов.

Приуроченность крупных водорослей к твердым грунтам особенно четко прослеживается на отдельных каменистых косах, уходящих на глубину до 18 м (участки салм-проливов на Карельском берегу), на внешних краях бенча, на 17 м глубины (у мысов Онежского залива и п-ова Канин), на краю террасы у 18-метровой отметки (о-в Моржовец). В этих местах ламинарии могут быть найдены в указанных нижних границах, не образуя, однако, сплошных зарослей.

Средняя биомасса водорослей (в пересчете на квадратный или на погонный метр) в два-три раза выше на западных, юго- и северо-западных берегах Белого моря по сравнению с его восточными, юго- и северо-восточными берегами. Такая значительная разница в показателях биомассы на разных побережьях бассейна обусловлена прежде всего различной структурой дна берегов Белого моря и как следствие — неоднородностью растительных сообществ и их массы.

Мезенская губа, Двинский залив отличаются от остальных заливов Белого моря не только сильным течением, но и его характером. Практически из губы выносятся терригенный материал, течение береговых наносов активное. В кутовой части губы, где течения и их скорость ослаблены, в массе скапливаются различные илы.

Для мест впадения рек (Мезень, Северная Двина, Онега и др.) характерны значительные пространства, лишенные заметной морской и солоноватоводной альгофлоры. Реки выносят огромное количество растворенного органического вещества, гумуса с торфяников. Гумус скапливается в устьях, где резко снижается содержание кислорода. В таких кислых опресненных водах обычно отмечается малая аэрация, во многих местах, кроме заиленных районов, и высокая прозрачность. Однако отсутствие грунтов, пригодных для прикрепления макрофитов, опреснение, наличие гумуса (с большим содержанием Fe, Mn) препятствуют развитию макрофитов в приустьевых участках.

Следует отметить, что, хотя освещенность в указанных районах довольно высока, особенно в полярный день, упомянутые выше особенности, рельефа дна (обрывы коренных пород на глубине до 10 м), также климат не способствуют достаточному развитию растительности даже летом.

Общее количество видов водорослей невелико (25 зеленых, 40 бурых и 24 вида красных водорослей насчитывается в Мезенском заливе), что составляет только половину видов всего бассейна и представлено мелкими формами с преобладающей нитчатой структурой слоевища.

Вынос огромного количества взвеси в Воронку Белого моря, общее направление стока осадков из Мезенской губы закрывают и крупнообломочные породы, на которых могли бы расти макрофиты. Абразионные процессы на северных берегах не способствуют образованию водорослевого покрова. Исключением служат только мысы, где имеются абразионные террасы, спускающиеся полого до глубины 14–25 м или уступами до 8–10 м с последующим обрывом и заиленным дном. На таких мысах растительность может проследиваться на расстоянии 20 км от берега (мыс Конушинский) или окаймлять прибрежную зону узкой полосой шириной до 1 км (Мурманский и Терский берега). Ширина зарослей зависит от ширины подводных террас в этих прибрежьях.

Во многих местах побережья ширина зарослей донных макрофитов ограничивается твердым субстратом — уступом абразионной террасы, за которым резко возрастают глубины, понижаясь сразу на 10–15 м в глубину. С увеличением глубины и из-за отсутствия подходящего для прикрепления субстрата исчезают и крупные макрофиты, резко сокращается и их биомасса.

Экологические особенности зарослей, их ширина по вертикали (узкая полоса или обширные поля) прослеживаются на примере прибрежных районов: Анзерские острова, о-в Большой Жужмуй в Онежском заливе. В окрестностях островов имеются полосы камней и ложбины с незначительными по ширине зарослями, а также подводные каменистые банки, простирающиеся на 6 км в море и покрытые обширными зарослями фукусовых и ламинариевых водорослей со значительной биомассой. В этих же участках сосредоточена и добыча промысловых видов водорослей.

Особенности рельефа дна учитываются в последние годы при выявлении запасов промысловых макрофитов. Правильнее считать, что нижняя граница зарослей, ламинариевых в первую очередь, связана именно с обрывом твердых грунтов. Уместно было бы и строить карты-планшеты промысловых растений Белого моря, используя распределение твердых грунтов (К. Петров, 1975; Невеский и др., 1977). Зная геоморфологическую структуру дна, по результатам исследований 1982–1983 г. ПИНРО были предложены схемы размещения скоплений некоторых промысловых форм водорослей при помощи аэрофотосъемки (Сорокин, Ванюхин, 1985). Однако необходимы дополнительные уточнения этих схем. Согласно нашим данным по мониторингу, имеют место как сезонные, так и межгодовые колебания зарослей макрофитов, их биомассы и сроков развития, в том числе промысловых водорослей.

Немалое значение в распределении донной растительности имеет и эффект "фьордности" в заливах и салмах бассейна. По мере удаления от моря в сторону кутовой части заливов и суженной части салм-проливов отмечаются смена грунтов, скорости течений, изменение температуры воды, прозрачности, подводной освещенности, появляется опреснение. В соответствии с этими явлениями также изменяются растительные ассоциации, состав видов, их биомасса и площадь покрытия в пределах значительно сужающейся фитали (рис. 7).

Климатические и гидрологические особенности регионов Белого моря оказывают большое воздействие на распределение донных макрофитов, неоднородность распределения которых усиливается под действием и

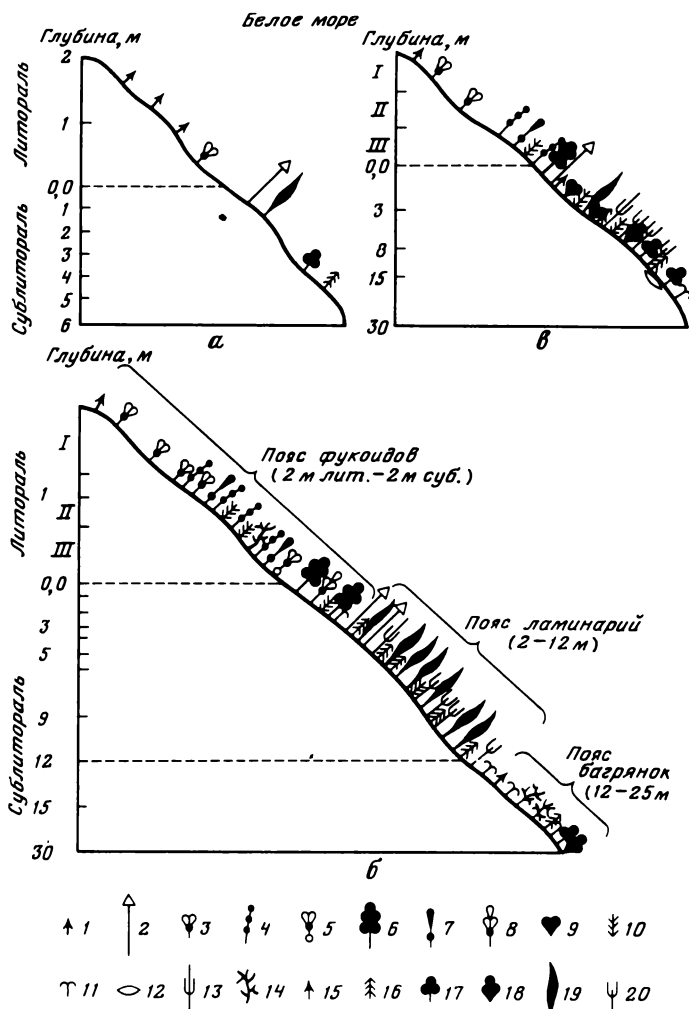


Рис. 7. Распределение макрофитов в различных участках Кандалакшского залива
 а - сильно защищенные куты залива; б - открытые участки; в - защищенные участки.

1 - "солянки", 2 - *Chorda filum*, 3 - *Fucus distichus*, *F. vesiculosus*, 4 - *Ascophyllum nodosum*, 5 - *F. serratus*, 6 - *Palmaria palmata*, 7 - зооспора; 8 - *F. vesiculosus* f. *giganteus*, 9 - *Corallina pilulifera*, 10 - *Ahnfeltia plicata*, 11 - *Phyllophora* sp. sp., 12 - *Lithothamnion* sp. sp., 13 - *Desmarestia aculeata*, 14 - *Furcellaria*, 15 - *Cladophora rupestris*, 16 - *Odothalia dentata*, 17 - *Polysiphonia* sp. sp., 18 - *Halosaccion ramentaceum*, 19 - *Laminaria saccharina*, 20 - *L. digitata*

местных, локальных, факторов, обуславливая набор ассоциаций. Например, прибойность, степень защищенности участка от волнения определяют особенности растительности в ряде мест (Возжинская, 1967; Терехова, 1972; Долгачева, 1975; Пропп, 1974).

ОСОБЕННОСТИ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МАКРОФИТОВ

Донная растительность в Белом море сосредоточена в прибрежной полосе или на мелководьях, удаленных от берега (каменистые косы, корги, луды). Нижняя граница фитали прослеживается на глубине 25, реже 30 м, что характерно для высокоширотных бассейнов. Сведения о более глубоком проникновении водорослей до 50 м и даже глубже (Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1948; Калугина, 1958; Зенкевич, 1951; Гемп, 1962; Ю. Петров, 1977) были основаны, вероятно, на траловых сборах материала. Более поздние водолазные гидробиологические съемки (Возжинская, 1967, 1974, 1977; Денисов, 1971; Голиков, Скарлато, 1979; Коренников, 1982; Бабков, Голиков, 1984) на берегах Белого моря удостоверяют нижнюю границу фитали в соответствии с нашими данными.

По нашим данным, отмечается четкая вертикальная изменчивость состава видов и их ассоциаций (см. табл. 4). Прослеживается разница в альгофлоре на границе таких зон, как супралитораль, литораль и сублитораль. Кроме того, имеются различия и в каждой из этих зон. Если смена растительного покрова в двух первых зонах объясняется в первую очередь ритмом приливных явлений, то в последней основными факторами, воздействующими на вертикальное размещение донных макрофитов, оказываются грунт, температура и освещенность под водой (Возжинская, 1967; Перестенко, 1969; Тиглянов, 1976; Levring, 1947, 1966; Molinier, 1959, 1961; Setchell, 1914/15, 1917, 1920; Shepherd, Womersley, 1970; Stephenson, 1972).

В умеренные годы средняя температура в супралитерали западных побережий Белого моря летом около 15° , в литерали она снижается до $10-12^{\circ}$, у нуля глубин — до $8-10^{\circ}$. На глубине 2–3 м температура снижается до 5° , на глубине 12–15 м до 3° , на глубине 15–25 м отмечается всего $1,5-2^{\circ}$ (см. табл. 4).

Эти перепады могут составлять более 20° от поверхности до глубины 30 м. Вполне реально воздействие подобных термоклинов и на разделение растительных группировок по вертикали в осушной и сублиторальной зонах.

Действительно, в супралитерали и верхней литерали при среднелетних показателях температуры $12(15)^{\circ}$ растут небольшие группы ассоциаций улотрикса, уроспоры, ризоклонии.

В пределах $8-12^{\circ}$ распределяется большинство ассоциаций. По-видимому, зона, ограниченная пределом таких температурных воздействий, является наиболее благоприятной для развития донных водорослей в высокобореальном бассейне Белого моря, особенно в летний период. Макрофиты образуют у нуля глубин и в самых верхних горизонтах сублиторали мозаичные скопления. Нередко ассоциации переходят одна в другую, провети четкие границы между ними часто затруднительно. Летом в указанных пределах насчитывается более половины всех растительных группировок.

Глубже 12–15 м исчезают одни ассоциации, появляются новые, их число невелико — 3–5, с небольшим по численности и массе составом видов водорослей. Развиваются также холодноводные (арктические и арктическо-высокобореальные) виды, как *Pantoneura baerii*, *Elachista lubrica*, *Neodilsea integra*, *Turnerella pennyii*, *Polysiphonia arctica*, *Saccorhiza dermatodea*, *Lithothamnion ornata*.

Значительно (в 2–3 раза) увеличивается биомасса водорослей во втором этаже фотофильного горизонта в основном за счет многолетних фукусовых и ламинариевых водорослей. Численность экземпляров по-прежнему высока.

Резко уменьшаются масса и численность водорослей в сциафильном горизонте. В нем развиваются многолетние красные водоросли с медленным темпом роста, с биомассой 250–860 г/м², низкой численностью, слабым развитием растительного покрова (около 10%). Таким образом, различия в вертикальном размещении водорослей значительны, что имеет существенное значение для их промысла (Гемп, 1962; Возжинская, 1967; Перестенко, 1969).

Изменение растительности с глубиной, кроме того, объясняется малой прозрачностью воды в прибрежных зонах Кандалакшского залива летом. Огромное количество органической и неорганической взвеси в воде препятствует проникновению солнечной энергии в глубину. Резкое изменение грунта и температуры воды с глубиной, естественно, меняет плотность воды, изменяется и скорость оседания взвеси. Этот комплекс явлений приводит к созданию на глубине от 9 до 13 м слоя шириной до 50 см "тумана взвеси", что также препятствует дальнейшему распространению растительности в глубину.

Как видно из табл. 4, меняется не только состав видов и ассоциаций по глубинам, но и общая масса растительности, структура ассоциаций, составляющие их руководящие и сопутствующие формы, биомасса на площади выявления. С глубиной отмечаются изменения морфологических особенностей видов, длительности жизни, численности, продукции, возрастной структуры популяций, темпа роста и развития макрофитов.

Так, в супралиторали растут мелкие зеленые и синезеленые (*Calothrix* sp.) водоросли, образующие густой покров с площадью покрытия до 80%, биомассой 100 (до 340) г/м², с численностью более 100 экз./дм². Высокая численность позволяет водорослям образовывать плотные заросли, сохраняющие влагу при забрызгивании и увлажнении зоны прибоем. Хорошо развиты ассоциации только в слабозащищенных от прибоя местах.

В осушной зоне число ассоциаций не только увеличивается, но и укрупняются виды, их составляющие. В основном это бурые водоросли, из фукусовых (пельвеция, фукусы, аскофиллум), эктокарпусовых, диктосифоновых; в меньшей степени представлены красные и зеленые виды водорослей. Общим для большинства видов осушной зоны является более сложная морфологическая и анатомическая структура слоевища. Численность видов в пределах одной популяции зависит от особенностей его развития в данной зоне. Виды с крупными размерами слоевища обычно имеют меньшую численность, чем низкорослые виды. Увеличивается общая масса растительного покрова, особенно в средней и нижней литорали (Шапова, 1957; Мокиевский, 1960). В сублиторали, в первом фотофильном горизонте, также располагаются довольно крупные водоросли со значительной биомассой, достигающей нескольких килограммов на квадратный метр, с площадью покрытия не менее 25%. Численность водорослей — не менее 10 экз./м².

Фотосинтетически активная радиация (ФАР) уменьшается (рис. 9) в несколько раз на глубине 3–5 и 8–10 м (Рутковская, 1972, 1975). В

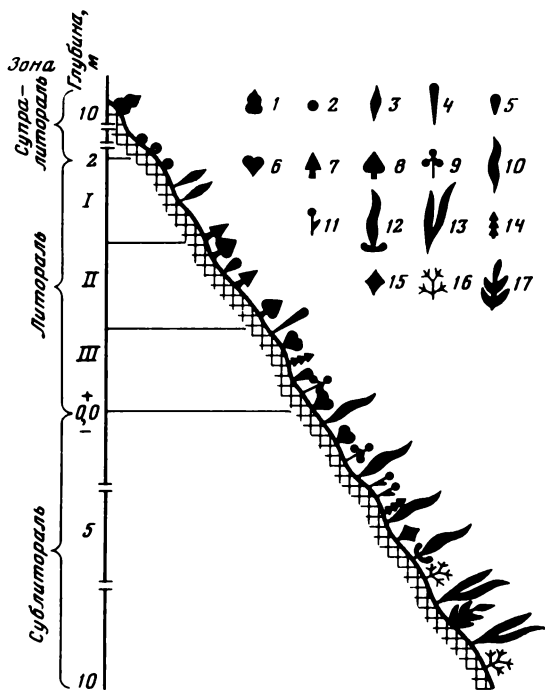


Рис. 8. Распределение макрофитов в районе Соловецких островов

1 — "солянки", 2 — *Ulothrix flacca*, *Urospora penicilliformis*, 3 — зоостера, 4 — *Porphyra helenaе*, 5 — *Fucus distichus*, 6 — *F. vesiculosus*, 7 — *Pelvetia canaliculata*, 8 — *Ascophyllum nodosum*, 9 — *Ahnfeltia plicata*, 10 — *Laminaria saccharina*, 11 — *F. vesiculosus* f. *giganteus*, 12 — *Alaria esculenta*, 13 — *Laminaria digitata*, 14 — *Desmarestia aculeata*, 15 — *Phyllophora* sp. sp., 16 — *Polysiphonia* sp. sp., 17 — *Lithothamnion* sp. sp.

связи с ее изменением, снижением температуры, сменой грунтов уменьшается и число видов водорослей с глубиной; меняются также число и характер растительных групп: ассоциаций в 2–3 раза меньше на глубине, чем в верхней sublittoral. Они образованы другими формами по сравнению с поверхностными слоями воды (рис. 8).

Суммарная солнечная радиация у нуля глубин, под поверхностью воды измеряется 0,8–0,7 ккал/см²/мин, что составляет 59% энергии, падающей на воду. На глубине 1–2 м она уменьшается почти вдвое: 0,4–0,2 ккал/см²/мин.

Начиная с глубин 2–3 до 9–10 м падение суммарной солнечной радиации имеет более плавный ход, колебания составляют 0,15–0,04 ккал/см²/мин, т.е. ослабление радиации происходит все менее и менее интенсивно. На глубине 10–13 м радиация измеряется всего 0,03–0,01 ккал/см²/мин. (Данные получены в Беломорской экспедиции ИОАН В.А. Рутковской.)

С распространением солнечной энергии в глубину хорошо согласуется вертикальное распределение и ассоциаций водорослей: расцвет многих форм "пояса мозаики" можно связать с достаточным количеством солнечной энергии на глубине 0,5–2 м. Именно этот фотофильный горизонт хорошо освещен и достаточно прогревается летом.

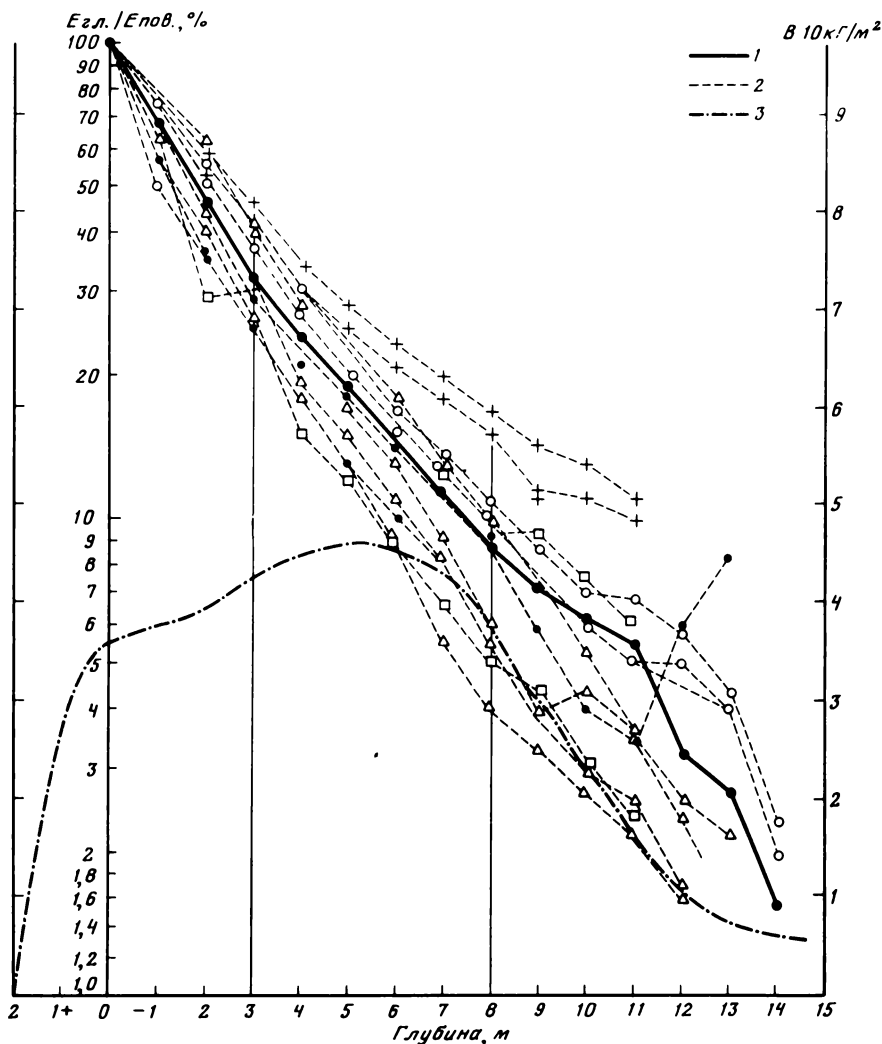


Рис. 9. Распределение биомассы макрофитов и солнечной энергии под водой, Канда-лакшский зал., июль 1973 г.

3 — биомасса, кг/м²; 2 — отношение ФАР на глубине к поверхностной (%); 1 — сплошная линия — среднее из наблюдений; пунктир — данные наблюдений

На глубине 10–12 м, где температура воды падает до 3°, кончаются и заросли ламинариевых водорослей; ниже 12–13 м ламинарии можно встретить крайне редко. На глубине более 15 м встречаются лишь красные водоросли, которым достаточно незначительного количества энергии, попадающей на эти глубины. Следовательно, вертикальное распределение донных макрофитов в Белом море определяется особенностями субстрата, структурой водных масс бассейна, имеющей слоистый состав (Тимонов, 1947; Пантюлин, 1974) и влияющей на распределение его донного населе-

ния (Беклемишев и др., 1975; Бабков, Голиков, 1984). Наши исследования позволили "поднять" границу фитали в слои воды с преобладанием положительной температуры. Уточнение границ фитали имеет большое практическое значение для добычи промысловых видов водорослей. В связи с тем что основная масса водорослей растет на сравнительно небольшой глубине (до 10 м), на прогреваемых летом мелководьях, не следует искать промысловые заросли на большей глубине или рассчитывать их запасы по изобатам глубже 10–15 м, как это ранее проводилось при расчетах сырьевых растительных ресурсов Белого моря.

Глава IV

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА МОРСКИХ ПРИБРЕЖИЙ

Сезонные изменения растительного покрова рассматриваются на примере донной растительности Кандалакшского залива и Соловецкого архипелага (на стационарах).

ЗИМНИЙ ПЕРИОД

Зима на Белом море затяжная (не менее полугода) и редко мягкая; толщина ледового покрова неодинакова по годам (Савоськин, 1963, 1967), в суровые ("великие") зимы торосы достигают высоты 6 м (Возжинская, 1980б).

В зимний сезон (декабрь — февраль) не отмечается признаков жизни в осушенной зоне, находящейся под ледовым припаем. Приливо-отливные течения вызывают движение берегового припая и глубокие трещины в нем. Доступ к вмёрзшим в лед водорослям литорали можно получить лишь при погружениях под лед, а также через трещины во льду в отлив, что довольно рискованно для сборщика.

Водорослевый покров в литорали зимой представлен многолетними фукусовыми со сброшенными или новыми рецептакулами *Fucus distichus*, *F. vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*; сохраняются рецептакулы у *F. serratus*. Самая низкая за все сезоны года биомасса фукоидов не превышает 1,05 кг/м². Многие водоросли заморожены в лед и не проявляют признаков физиологической активности.

В сублиторали донное население находится в более однородных условиях, чем в литорали. Ламинариевые водоросли, их сброшенные пластины лежат на дне и не переносятся токами воды приливо-отливных течений. Значительная часть пластины ламинарий разрушена, оставшаяся после лета ткань (менее 25%) напоминает губку, новая пластина не растет. На остатках пластины сохраняются фрагменты соросов. В незначительном количестве встречаются гаметофиты и спорофиты. Малочисленны и проростки водорослей. Дно покрывают разрушающиеся остатки талломов ламинариевых, фукусовых и других водорослей в виде рыхлой массы.

Физиологические процессы замедлены также у *Desmarestia* и у некоторых красных водорослей (*Odonthalia*, *Ptilota*, *Phyllophora*, *Ahnfeltia*). У некоторых видов красных водорослей обнаруживаются органы размножения (тетраспорангии и цистокарпы). Водоросли имеют темную окраску за счет накопления пигментов предыдущего года, что помогает улавливать первые слабые лучи подледной солнечной радиации и способствует началу роста после полярной ночи.

Вода в зимний период очень прозрачна. Во-первых, отсутствует взмучивание от сильных приливо-отливных течений. Во-вторых, нет активного разложения детрита в холодной воде. В-третьих, отсутствует фитопланктон.

Низкая солнечная радиация, малая продолжительность светового дня, отрицательная температура воды тормозят развитие многолетних водорослей в зимний период. В донных осадках обнаруживается большое количество спор различных макрофитов. Вероятно, сезонные виды перезимовывают в виде спор, начинают вегетацию лишь при увеличении солнечной радиации, в начале весны и после таяния льда.

Зимний период может считаться периодом относительного покоя для большинства видов донной флоры Белого моря. Видовой ее состав беден: насчитывается всего 28–30 водорослей, образующих 5–6 ассоциаций. Биомасса в среднем 1,25 кг/м².

ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД

С появлением первых солнечных лучей, проникающих сквозь лед под воду, наступает биологическая весна: начинается рост многих видов водорослей. Весна на Белом море затяжная (Возжинская, 1975б), делится на два периода: ранний и поздний. К ранней весне в жизни водорослей мы относим период с марта (реже с конца марта) до времени таяния льда (эти сроки растягиваются до мая). К поздней весне мы относим период, совпадающий с очищением воды ото льда и началом ее прогревания: середина мая – начало июня. Второй период значительно короче первого.

Осушная зона еще покрыта ледовым припаем, надежно укрывающим водоросли от морозов. В то же время он может повредить растения при движении льдов во время приливо-отливных течений.

В литорали водоросли начинают расти позже: мешает тяжелый лед; вмержшие в лед водоросли не имеют доступа к чистой воде, где протекают их обменные процессы. Однако темные талломы фукоидов, нагреваясь, вызывают вокруг себя ускоренное таяние льда, в результате чего образуются "рассолы" и "снежицы" – проталины-углубления с температурой воды выше температуры таяния льда, и уже в марте практически в толще льда начинается апикальный рост талломов фукоидов.

Период "пробуждения" водорослей начинается обычно в конце февраля – начале марта. Первыми начинают расти ламинариевые водоросли и некоторые красные глубоководные виды в сублиторали. Клетки зоны роста, находящейся в основании пластины ламинарии, начинают усиленно делиться, отодвигая старую, прошлогоднюю пластину вверх. Рост медленный и неравномерный; этот процесс освещен более подробно в гл. V

В марте увеличиваются продолжительность светового дня и интенсивность суммарной солнечной радиации, освещенность днем составляет

уже 12–25 тыс. лк. Подтаивание льда, появление чистой воды и "рассолов" в ледовых лунках дают возможность более свободного развития фукусовых в осушенной зоне. Начинается медленный рост водорослей, в основном многолетних форм (*Fucus*, *Ascophyllum*, *Halosaccion*, *Palmaria*). Весной, с увеличением освещенности под водой, альгофлора становится богаче: 50 и более видов (рис. 12).

Все более интенсифицируется в сублиторали рост водорослей, особенно ламинарий, так как прозрачность воды очень высока, планктона мало, отсутствуют перемешивание и взмучивание воды прибоем. Содержание биогенных элементов в воде в этот период еще невысоко (М. Максимова, 1985).

Старая часть пластины ламинарий в это время толстая, желто-бурого цвета, еще более, чем зимой, подвержена деструкции. Она сильно обрастает диатомовыми водорослями, так что часто нельзя даже измерить ширину таллома. Молодая часть немного шире старой, очень тонкая, нежно-зеленого цвета, края почти прозрачные. На глубинах свыше 4 м рост ламинарий еще замедлен, ширина обеих частей пластины еще одинакова (рис. 10).

За счет перезимовавших гаметофитов и зигот, не прораставших в отсутствие солнца полярной ночью, появляются проростки спорофитов ламинарий. Различия в освещенности в зависимости от глубины обуславливают различный темп роста молодых растений ламинариевых и других водорослей, особенно при различных сроках прорастания спор и зигот, благодаря чему имеются неодинаковые по размерам спорофиты ламинарий.

В апреле уже много чистой воды в проливах, по которым приливотливные течения носят льдины и шугу. Солнечная радиация весьма интенсивна: в конце месяца до 30–60 тыс. лк. В это же время сильно мокнет и протаивает лед. Однако супралитораль и верхняя часть литорали еще находятся под припаем. Средняя и нижняя литораль в ряде участков освобождаются ото льда, сроки окончательного схода которого сильно варьируют по годам.

Среди фукусовых у нуля глубин отмечен массовый прирост вегетативных и генеративных побегов, дальнейшее развитие у аскофиллума заложенных с осени рецептакулов, закладка и рост рецептакулов у фукусов. У всех фукусовых четко определяется граница старого и молодого участков талломов: старый – темный, бурый, молодой – светло-оливковый.

Ярко выражен подрост мелких (до 5 см) фукусов, сплошь обрастающих камни. Во втором ярусе ассоциаций фукусов начинают расти *Halosaccion*, *Palmaria*, мелкие кустики *Chaetopteris* и *Cladophora*. *Ascophyllum* имеет многочисленные регенерирующие в местах повреждений льдом ветви. В начале мая на многочисленных рецептакулах становятся видны развивающиеся скафидии. Начинают изредка встречаться мелкие *Chordaria* и *Stictosiphon*. Появляется поросль тонкой *Enteromorpha* и *Monostroma*, а также мелкие особи *Acrosiphonia*.

В литорали мало диатомовых обрастаний, слабо развиты и нитчатки; в планктоне, по данным Л. Конопля, Т. Кольцовой (устное сообщение), происходит бурное развитие диатомеи *Fragilaria oceanica* (данные на 4.V 1970 г.).

В сублиторали отмечается по-прежнему высокая прозрачность воды – до глубины 15 м. При толщине льда 0,5 м дно хорошо просматривается

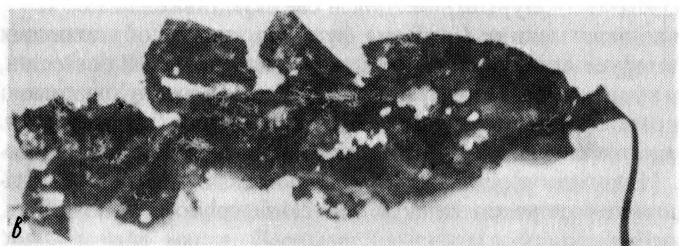
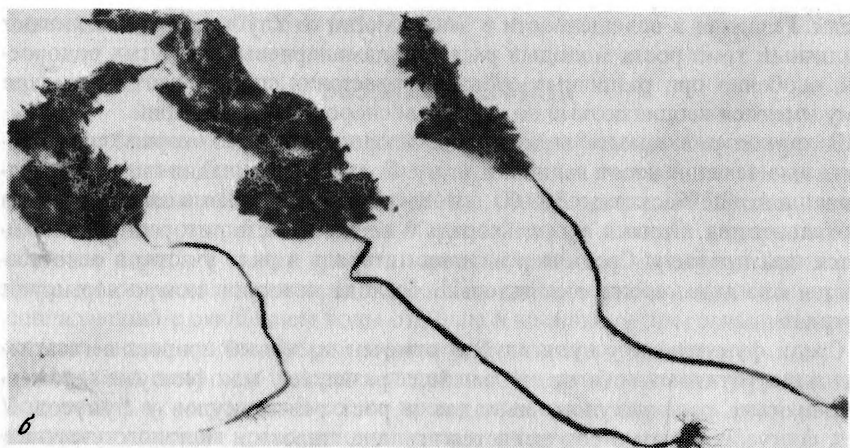
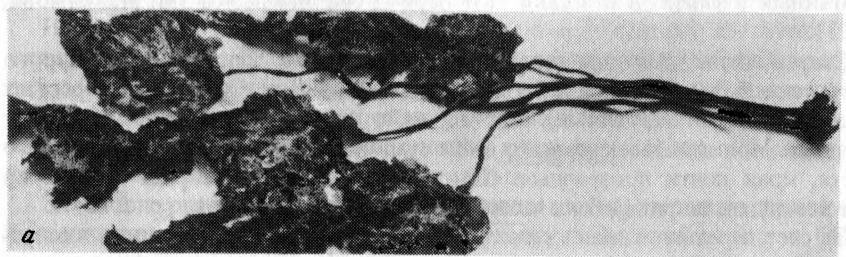
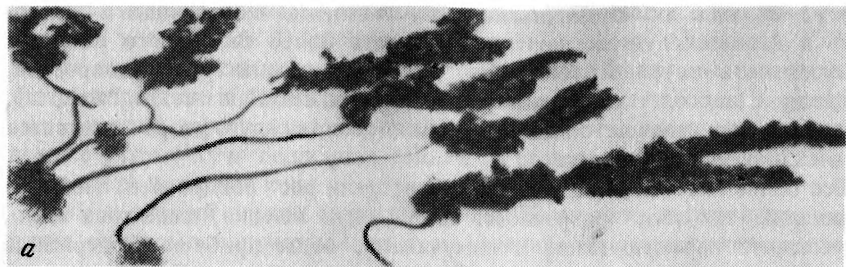


Рис. 10. Весенний прирост пластин ламинарий, растущих на разной глубине; март 1973 г., Кандалакшский залив

a – 1 м, *б* – 3 м, *в* – 6 м, 1 – линия прироста

до глубины 15 м. Там, где нет течения, вода прозрачнее, чем летом, когда слой взвеси над дном имеет толщину примерно 1 м. До схода льда он отсутствует, так как отсутствует температурный скачок, над которым располагается взвесь различных мелких частиц. Поверхностная вода еще не прогрета.

От нуля глубин до 1 м ассоциация фукусовых постепенно смешивается с ассоциацией ламинариевых, наблюдаемой с глубины 2 м.

В начале пояса ламинарий или фукусовых идут мелкие растения, глубже — более крупные, что характерно и для всех зарослей с многолетними доминантами. На 4—5 м отмечается наиболее интенсивное развитие ассоциаций ламинариевых всех возрастов, в середине зарослей преобладают наиболее крупные экземпляры (рис. 11). Молодые растения располагаются по краям поселений. На крупных растениях хорошо заметна годовая перетяжка, старая часть хрупкая и легко обламывается. На старых пластинах обнаруживаются массовые колонии растительноядных литторин, выдающих рыхлую ткань ламинарий. Новые спорофиты ламинарий располагаются на камнях и гальке, иногда на стволах растений старшего возраста. Ризоиды водорослей выделяют клейкие вещества, которые цементируют песок и гальку, обеспечивая более надежное прикрепление.

Среди ламинарий встречаются виды родов *Alaria* и *Saccorhiza*, реже *Desmarestia*. В подлеске ламинарий, во втором ярусе, наблюдается массовое развитие мелких красных водорослей из родов *Odonthalia*, *Phyllophora*, *Ptilota*, *Ahnfeltia*, *Palmaria*, *Rhodophyllis*, *Euthora*. Высевают весной споры водоросли, у которых отмечается замедленный и растянутый цикл размножения (филлофора, анфельция).

На глубине 8 м "лес" ламинарий редет, появляются прогалины, увеличивающиеся с глубиной, где получают массовое развитие молодые спорофиты ламинарий. Все чаще встречается филлофора. На глубине 10 м кончаются заросли ламинарий, доминируют мелкие красные водоросли, особенно *Polysiphonia nigrescens*, растущая на щетках мидий. Основной фон растительности составляют редкие *Polysiphonia nigrescens* и *Phycodrys rossica* с формирующимися спорагмиями, а также *Phyllophora interrupta*, высеваящая споры. В целом они занимают глубины от 6—8 до 12 м. Заметны на камнях корковые (*Hildenbrandtia*) и известковые (*Lithothamnion*) красные водоросли.

На глубинах 12—16 м встречается в основном снос ламинарий — старые или мертвые цементированные слоевища и фрагменты пластин. Меньше становится и других видов, хотя филлофоры много и на глубине 12 м. Заметен прирост (до 0,5 см), а также высев спор филлофоры, что свидетельствует о нормальном ее развитии.

Среди остальных водорослей отмечаются фукусы, аскофиллум, акросифонии; крайне редка десмарестия, единичны одонгалия, эутора. Общая биомасса водорослей на глубине 16 м не превышает 250 г/м²

В конце мая нам не удалось провести работы из-за сильной распутицы и сложной ледовой обстановки.

В июне после схода льда вода на некоторое время остается кристально прозрачной: она еще недостаточно прогрелась для массового развития планктона, хотя биогенов достаточно. Возможно, развитию планктона препятствует высокое опреснение воды.



Рис. 11. Пояс ламинариевых водорослей в Белом море под водой

Высвобожденные из-под льда фукоиды начинают бурно расти, у них развиваются пузыри и рецептакулы, отличающиеся по светло-оливковому цвету слоевища от темно-коричневых многолетних участков слоевища.

В "теплые"¹ годы в начале лета за 2–4 недели происходит обычно очень интенсивный прирост слоевища, достигающий 20% от всего прироста за год.

На вершине вегетативных ветвей слоевища *Fucus distichus* в конце мая или начале июня появляются мелкие парные пузыри. Развиваются и увеличиваются в объеме рецептакулы, становясь круглыми и полновесными (светло-оливкового цвета).

Все водоросли в ассоциации *Fucus distichus* характеризуются ярко выраженным приростом слоевища, а у *F. distichus* f. *latibrous* — огромными вздутиями на вершинах вегетативных ветвей. Рецептакулы есть и на разных талломах: сохраняются редкие старые, некоторые полуразрушенные; появляются новые, довольно крупные, удлиненной формы.

Заросли *Ascorynium podosum* выделяются ярко-оливковой окраской молодых частей слоевища. Его рецептакулы более крупные, чем в мае, округлые, но еще не зрелые, на них хорошо заметны скафидии. Рецептакулы прослеживаются только на участках таллома до последнего пузыря. Вершины ветвей аскофиллума раздвоены. В основании раздвоения

¹ Термин "теплый" широко применяется для обозначения более высокой средней температуры, чем в обычные годы.

находятся новые, заложенные в конце мая очень мелкие пузыри с небольшой остроконечной верхушкой.

На освобожденной из-под льда литоральной зоне сначала обнаруживаются лишь фукусовые, но через 1–2 недели после схода льда развиваются другие литоральные растения. В местах, где наблюдается подток пресных вод (ручьев), в начале июня происходит интенсивное развитие *Enteromorpha prolifera* с биомассой до 300 г/м^2 , встречаются отдельные растения *Enteromorpha linza* (250 г/м^2). Мелкие, с лепешкообразной кроной веточки *Acrosiphonia* sp. вкрапливаются среди фукусов, выделяясь яркой зеленой окраской (50 г/м^2).

В конце первой декады июня или ближе к середине месяца (в зависимости от температуры воды) появляются оформившиеся бурые и зеленые нитчатки: на заиленном песке пучки (до 6 см высоты) *Pylaiella littoralis*, мелкие пятна спутанных слоевищ зеленой *Cladophora fracta*, в отдельных участках встречаются большие (до 18 см) нити *Stictyosiphon* (*St. tortilis* и *St. subarticulatus*). В затишных местах нитчатки (*Ectocarpus* sp. sp. и *Dictyosiphon hippuroides*) начинают заселять кусты *Ascophyllum*. Однако массового развития этих нитчаток не наблюдается. Биомасса — $200\text{--}275 \text{ г/м}^2$.

Отчетливо виден прирост у *Halosaccion ramentaceum*: молодые светлые побеги до 3 см длиной. Начинает расти и ветвиться *Chordaria flagelliformis*. На порогах с сильным течением располагается мелкими куртинками *Palmaria palmata*, встречаются кустики *Polysiphonia nigrescens* и *Cladophora rupestris*, отдельные нити *Spongomorpha aeruginosa*. Некоторые из этих растений достигают уже 10 см, что свидетельствует об интенсивности их весеннего роста.

К середине июня, т.е. к началу биологического лета, у нуля глубин формируется отчетливый буро-желтый "ковер" из нитчаток с вкраплениями зеленых пластин *Ulvaria obscura*, *Enteromorpha prolifera*, красных *Palmaria palmata*, *Halosaccion ramentaceum*. Этот "ковер" из водорослей выстилает все протоки между камнями с фукусовыми, он переходит в сублитораль, формируя пояс мозаики водорослей. Нитчатки растут самостоятельно, редко в ассоциации с фукусовыми, обрастая их кусты. У отдельных видов бурых нитчатых водорослей (например, у *Pylaiella littoralis*) подходит к концу первая генерация, старые нити покрываются диатомеями.

В сублиторали наибольший прирост имеют ламинарии. С началом роста пластина ламинарии может вырасти к середине июня на 250 см (у 3-летних экземпляров). Наиболее активный темп роста отмечается после схода льда с увеличением освещенности под водой. Преобладание молодой части листовой пластины над старой, прошлогодней, настолько явно, что старую часть можно не заметить. Молодая пластина в 2,2–5 (до 8) раз больше прошлогодней. Старые участки пластины с оставшимися спорангиями в сорусах в это время подвергаются непрерывному разрушению; эти участки слоевища нередко занимают многочисленные поселения детритоядных моллюсков. На молодых участках пластин взрослых ламинарий (*L. digitata* и *L. saccharina*) сорус в начале июня еще не заметен, хотя спорангии уже развиваются.

Активный рост наблюдается и у других сублиторальных водорослей. К середине июня усиливается развитие в основном зеленых нитчаток.

Это иногда происходит за два-три дня, например, 12–15 июня 1970 г., когда нитчатки в массе разрослись на литорали. Постепенно растут вегетативные ветви, зреют рецептакулы у фукусовых, отрастают и утолщаются пластины у ламинарий, появляются в большом количестве и другие донные водоросли. Число видов увеличивается до 84. Всего отмечается 10–15 ассоциаций. Общая биомасса превышает 2 кг/м².

Весенние исследования донной флоры позволяют сделать некоторые выводы. Рост водорослей начинается в начале марта у ламинариевых, в конце марта–апреле – у фукусовых. Наиболее интенсивный рост отмечается у ламинариевых, интенсивность прироста ламинарий и других водорослей уменьшается с глубиной, что обусловлено уменьшением ФАР.

Наибольшая биомасса водорослей отмечается в ассоциации ламинарий, ниже – у фукусов, наименьшая (глубже 8–10 м) – среди красных водорослей. Биомасса у водорослей весной выше, чем зимой, и ниже, чем летом. Ранней весной не наблюдается массового развития зеленых и бурых нитчаток, а также диатомовых водорослей: поздней весной, наоборот, они развиваются больше. Отчетливо прослеживается вертикальная зональность водорослей.

В период таяния льдов, вскрытия рек и ручьев в воде наблюдается значительное содержание биогенных элементов (Воронков, 1941; Воронков, Крейман, 1939; Горшкова, 1957; Максимова, Дацко, 1961; Белая, Федоров, 1972; Максимова, 1980), что приводит наряду с увеличением освещенности к массовому развитию донных макрофитов.

ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Лето на Белом море короткое: со второй половины июня по вторую половину августа. Для этого времени характерны интенсивный прогрев воды до 15° и даже 20°, увеличение подводной ФАР, длительный полярный день. Наиболее полно представлены и флора и донная растительность; в эти сроки происходит развитие, вызревание и спороношение большинства видов водорослей.

В летний период выявляются три наиболее характерные особенности растительного покрова в литорали и sublиторали (рис. 7), они приурочены к определенным участкам: 1) сильно защищенным кутовым и мелководным частям берега; 2) менее защищенным участкам, с хорошей аэрацией и сильными приливо-отливными течениями; 3) наиболее подверженным влиянию открытых частей моря.

На этих участках видовой состав, морфологические особенности, характер возрастных групп и распределение водорослей весьма неоднородны. Свообразным гидрологическим режимом характеризуются сильно защищенные от влияния открытого моря кутовые участки губ со слабым опреснением. Для них, как правило, характерны илестые и илесто-песчаные грунты, часто зыбкие и мягкие, с массой легко всплывающего взмученного детрита, с пониженной температурой у дна. Многие губы содержат огромное количество гниющих остатков растений. В грунте много сероводорода, наблюдаются и явления стагнации¹. Эти застойные явления вполне

¹ Имеющиеся в литературе сведения о конвекции вод (Наумов, 1974), по-видимому, относятся к более глубоким губам, где отсутствует растительный покров, за исключением отдельных экземпляров макрофитов.

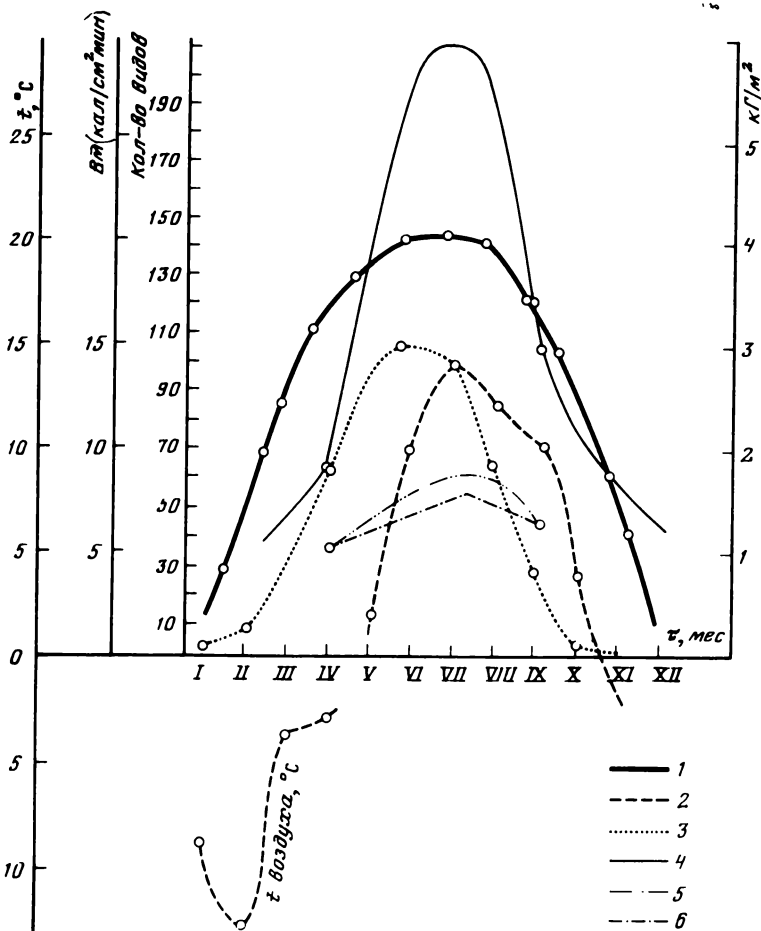


Рис. 12. Сезонная динамика видового состава флоры и ее биомассы (1970/71 г.)
 1 – количество видов макрофитов; 2 – температура воды и воздуха, °C; 3 – освещенность (суммарная солнечная радиация, кал/см²/мин); 4 – общая биомасса макрофитов (ламинарии и др.); 5 – биомасса фукоидов; 6 – биомасса нитчаток

могут способствовать развитию мелких нитчатых водорослей с ускоренными темпами роста, благодаря которым увеличивается количество кислорода в придонном слое.

Литоральная зона этих губ отличается слабым развитием растительности как в качественном, так и в количественном отношении; в нижней литорали отмечаются скопления бурых и зеленых нитчатых водорослей.

Отсутствие сильных приливо-отливных течений обуславливает развитие неприкрепленных, свободно плавающих во время прилива на поверхности, а во время отлива лежащих на иле нитчатых форм, формирующих ассоциации из *Cladophora fracta*, видов *Pylaiella*, *Stictyosiphon*, *Sphace-*

laria, *Ectocarpus*. В ассоциацию включается *Enteromorpha prolifera*. Весь фитоценоз занимает до 70–80% поверхности дна, общая биомасса не превышает 0,8 кг/м², средняя – 0,3 кг/м². Среди нитчаток и глубже формируется ассоциация мелкой с молодыми побегами *Zostera marina*, заросли которой постепенно восстанавливаются в бассейне (Колеватова, 1963; Дробышев, 1966; Вехов, 1974, 1985). На более глубоких местах на мелком гравии составляет ассоциацию мелкий и редкий *Fucus distichus*.

Такая растительность имеется в верхней сублиторали, где с глубины около 1 м встречается ассоциация не крупной *Laminaria saccharina*, а также *Chorda filum*, *Ch. tomentosa*. Отсутствие сильных течений, в первую очередь приливо-отливных, приводит к слабому развитию ризоидальной системы у ламинарий, легко отрывающихся от нетвердого, а часто и зыбкого грунта. В местах с интенсивным течением слоевища ламинарий нередко волокутся вместе с фрагментами камней по дну.

Пластины ламинарий, растущих в таких участках, широкие, в 3–4 раза длиннее стволика и в 2 раза толще пластин водорослей, растущих в менее защищенных местах.

Ассоциацию первого яруса составляют и одиночные *Chorda tomentosa*. Среди ламинарий и хорды, образуя второй ярус ассоциации, изредка обитают те же бурые нитчатки, что и на литорали. На глубине 5 м встречаются *Phyllophora* sp., *Ptilota* sp., *Polysiphonia* sp.; вероятно, эти красные водоросли занесены с других участков, так как они покрыты илом и детритом и почти лишены естественной окраски. Исключением является лишь *Ahnfeltia plicata*, обнаруживаемая также в незначительном количестве. Ее слоевища не теряют физиологической активности.

В губах, различающихся по глубине, содержанию мягких грунтов, степени аэрации, преобладают те или иные формы. Общая же картина распределения водорослей по вертикали одинакова. Биомасса макрофитов довольно низкая – 1–1,5 кг/м².

Растительность менее защищенных частей побережья наблюдается в участках со сравнительно интенсивными приливо-отливными течениями, хорошей аэрацией, но не подверженных воздействию сильного прибоя. В Кандалакшском и Онежском заливах преобладают такие участки с хорошо развитой донной растительностью.

В верхней литорали доминируют высшие растения, относящиеся к группе солончаковых форм, хорошо переносящих непосредственную близость моря, заплеск прибоя и даже некоторое заливание приливом. Они растут на мягких фациях. В основном распределение этих форм в осушенной зоне совпадает со сведениями, приведенными В.В. Кузнецовым (1960).

Обычно на пляжах среди многочисленных выбросов водорослей растут "солянки": *Atriplex littoralis*, *Juncus gerardi* ("морской лютик"); они прослеживаются иногда и ниже – в зоне заплеска и даже в верхней литорали. Большую часть дна, обычно песчаного с редкой галькой, занимают заросли других солончаковых высших растений: *Aster tripolium*, *Salicornia herbacea*, *Plantago maritima*, *Triglochin maritima*.

"Морская астра" (*Aster tripolium*) заходит и в заросли (пояс) фукусов, начинающихся на границе верхней и средней литорали.

Растительность среднезащищенных мест характеризуется хорошо раз-

витым фукусовым покровом на литорали и в верхней сублиторали, на глубине до 1 м, приуроченным к твердым грунтам (камни, валуны, щебень). Встречаются заросли фукусовых четырех видов (*Fucus vesiculosus*, *Fucus distichus*, *Ascophyllum nodosum*, *Fucus serratus*), формирующих ассоциации, как правило, отчетливо разграниченные; распределение видов зависит от ритма приливо-отливных течений и способности видов фукусов выносить осушение.

В связи с этим выше других в средней литорали располагается ассоциация *Fucus vesiculosus*. В верхней части ассоциации, на границе с первым горизонтом литорали — растения мелкие, высотой 3–10 см, обильно разветвленные. Биомасса фукусов в этой части ассоциации не превышает 1 кг/м², площадь покрытия — 30–40%. В нижней части средней литорали фукусы значительно крупнее (23–60 см высоты), биомасса достигает нескольких килограммов на квадратный метр, площадь покрытия — 80–100%. Заросли фукуса и аскофиллума образуют в литорали смешанную ассоциацию. Доминирует фукус, биомасса аскофиллума — $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{3}$ часть биомассы фукуса. У нуля глубин аскофиллум формирует свою ассоциацию из чистых зарослей, занимающих часть нижней литорали. Кусты аскофиллума имеют разную длину, превышающую иногда 1 м в средней части зарослей.

Во втором ярусе ассоциации фукусовых обнаруживаются многочисленные мелкие формы водорослей. В большом количестве под фукусовыми встречается в качестве сопутствующих видов *Sphacelaria arctica*, значительно реже — *Halosaccion ramentaceum*, *Rhodochorton* sp., *Palmaria palmata*.

Во втором ярусе ассоциации аскофиллума произрастают такие водоросли, как *Chordaria flagelliformis*, *Polyides rotundus*, *Stictyosiphon subarticulatus*. Эти виды встречаются в нижней литорали и верхней сублиторали.

На границе литорали и сублиторали видовой состав фукусовых изменяется: в ассоциации доминируют *Fucus serratus* и *Ascophyllum nodosum*, встречается *Fucus distichus* f. *latifrons*. Они имеют большие размеры, чем *F. vesiculosus*. Оба вида растут узкой полосой у берега на глубине до 1 м.

Ассоциация фукусовых на глубине до 3–4 м вклинивается уже в ассоциацию (пояс) ламинарий и представлена гигантскими формами *Fucus vesiculosus* (f. *giganteus*), превышающими в высоту 1,5 м, масса каждого растения — более 1 кг.

Иногда одиночные кусты *F. serratus* и *F. distichus* f. *latifrons* встречаются среди ламинарий. Их биомасса не так велика, до 1 кг/м², так как на 1 м² площади дна приходится всего одно-два растения.

В сублиторальной зоне участков побережья, защищенных от прямого воздействия моря, растительный покров наиболее развит на глубине 1,5–2 м. В ассоциациях фукусовых и ламинарий в этой части сублиторали развивается большое количество зеленых, бурых и красных водорослей. Это — своеобразный "пояс мозаики", где выделяются пятна или небольшие куртины различных водорослей, расположенных во втором и третьем ярусах: зеленые пластины *Monostroma* sp., зеленые нитчатки *Acrosiphonia* sp., *Cladophora* sp.; бурые нитчатки, образующие клубки спутанных нитей: *Dictyosiphon*, *Stictyosiphon*, *Pylaiella*, *Ectocarpus*; шнуровидные слоевища *Chorda tomentosa*, *Chorda filum* и *Chordaria flagelliformis*; нитчатые и пластинчатые красные водоросли: *Polysiphonia nigrescens*, *P. arctica*, *Furcellaria*

fastigiata, *Ahnfeltia plicata*¹, *Polyides caprinus*, *Porphyra laciniata*, *Palmaria palmata*, *Halosaccion ramentaceum*, *Rhodophyllis dichotoma*, известковые красные водоросли *Corallina officinalis*, а также ряд других форм, развитие которых менее значительно. Большинство красных видов водорослей имеют тетраспоры и цистокарпы (*Rhodomela*, *Polysiphonia*, *Dumontia*, *Polyides*, *Corallina* sp. sp.).

Их распределение в ассоциациях зависит от локальных экологических условий. Относительно постоянными компонентами верхней сублиторали, помимо фукусовых, оказываются два вида *Chorda*, растущие поодиночке или образующие ассоциацию с сопутствующими видами родов *Palmaria*, *Ahnfeltia*, *Halosaccion*, *Furcellaria*, *Euthora* и *Furcellaria*. Большинство из них может образовывать другие ассоциации.

От приливо-отливных течений зависит состав водорослей в верхней части сублиторали. Наблюдаются и сезонные, на сей раз летние, изменения видового состава водорослей. Так, в более тихих, защищенных от волнения местах с середины лета в массе развиваются бурые нитчатые водоросли (*Pylaiella* sp., *Dictyosiphon* sp., *Stictyosiphon* sp., *Ectocarpus* sp.). Они обрастают камнями и образуют ассоциации, а также эпифитируют на других водорослях.

В более проточных местах встречаются ассоциации из других видов — *Corallina* sp., *Ahnfeltia* sp., *Porphyra* sp. Они образуют отдельные или смешанные ассоциации. В целом на мягком дне хорошо развиваются фитоценозы из нитчатых и пластинчатых слабо прикрепленных форм, на твердых — *Corallina* sp., *Hildenbrandtia* sp., *Lithothamnion* sp. и другие виды.

Обширные заросли ламинариевых водорослей состоят в основном из двух видов: *Laminaria saccharina*, *Laminaria digitata*. Оба вида могут составлять чистые или смешанные ассоциации. Ламинарии получают наибольшее развитие на твердых грунтах. Заросли ламинариевых образуют сплошной покров, начиная с глубины 2 м и до глубины 9–10 м, занимая до 60–100% поверхности дна. Верхняя граница ламинарий прослеживается иногда и у нуля глубин в местах с сильным течением воды, но массовых зарослей здесь они не образуют. Нижняя граница регулируется положением слоя температурного скачка (Савоськин, 1963), характером грунта.

Фитоценоз *Laminaria saccharina* доминирует в участках со слабым током воды, фитоценоз *Laminaria digitata* преобладает в наиболее проточных местах. Степень развития водоросли того или иного вида определяется ее морфологическими особенностями: большая поверхность пластины *Laminaria saccharina* с многочисленными вздутиями и гофрированными краями хорошо развивается в слабо проточной воде, содержащей необходимые для роста и развития элементы. *Laminaria digitata*, обладающей узкой гладкой пластиной со значительно меньшей поверхностью, требуется быстрое течение воды, поэтому она, как правило, растет на порогах и в салмах.

У *Laminaria saccharina* по сравнению с ламинариями сильнозащищенных мест в относительно слабо прибойных участках увеличивается прежде всего густота зарослей, становятся тоньше пластины, зато более развиваются стволики и ризоиды, что обусловлено необходимостью удерживать растение на грунте при сильном течении. На глубине 10–12 м заросли ламинариевых

¹ Летом у анфельции закладываются органы размножения.

резко обрываются, что связано с изменением освещенности, наличием термоклина. На глубине 10–11 м прослеживается лишь поросль молодых ламинарий. Крайне редко отдельные растения встречаются на глубине до 15–18 м.

Во втором-третьем ярусах ассоциации ламинариевых водорослей обитают красные водоросли: *Odonthalia dentata*, *Ahnfeltia plicata*, *Ptilota pectinata*, *Euthora cristata*, *Phycodrys fimbriata*, *Polysiphonia arctica*, *Polysiphonia nigrescens*, *Cystoclonium purpureum*, *Polyides rotundus* (рис. 13, 14).

Встречаются в ассоциации и бурые водоросли: в первом ярусе из ламинариевых — *Alaria esculenta*, во втором ярусе — *Saccorhiza dermatodea*, *Desmarestia aculeata*, а в третьем ярусе из зеленых — *Chaetomorpha linum*, *Cladophora rupestris*. В некоторых участках ряд видов (второго-третьего ярусов ассоциации ламинарий) может образовывать самостоятельные ассоциации без ламинарий.

Основную массу растительности на глубине 2–12 м создают ламинарии, меньшая доля приходится на остальные виды. На доминирующие и ведущие виды фитоценоза приходится 70–90% биомассы, в то время как на сопутствующие второго яруса — 8–20% всей биомассы, на виды третьего яруса ассоциации — только 2–10%.

Ниже пояса ламинарий растительность резко изменяется, что обусловлено прежде всего особенностями грунта: доминируют мягкие песчано-илистые грунты. Господствующими формами на глубине 15–25 м оказываются две глубоководные красные водоросли (*Phyllophora truncata*, *Phyllophora brodiaei*), образующие ассоциации при относительно массовых часто разрозненных скоплениях. На редких камнях и гальке встречаются в этой ассоциации одиночные *Desmarestia viridis*, *Ptilota pectinata* и *Polysiphonia arctica*, не образующие массовых зарослей. Биомасса водорослей не превышает 0,4 кг/м².

Растительный покров литорали, подверженный влиянию открытого моря, значительно отличается от растительного покрова защищенных участков. Водоросли в литорали прибойных мест приурочены только к скалистым грунтам и крупным валунам. Галька, песок лишены водорослей, так как прибой препятствует их развитию на легко подвижных грунтах. В литорали наиболее развита ассоциация *Porphyra umbilicalis*; она встречается в верхней литорали; в трещинах скал развита ассоциация из редких растений *Fucus distichus* и *Pelvetia canaliculata*, их высота не превышает 3–4 см.

Более отчетливо выражена на литорали ассоциация *Chordaria flagelliformis*; менее, чем *Chordaria*, развита *Petalonia zosterifolia*, формирующая узкие заросли шириной до 25 см.

Ассоциация аскофиллума разрежена по сравнению с защищенными местами, не занимает и половины поверхности дна, биомасса снижается до 2 кг/м². Растения в таких прибойных участках мелкие, высотой до 25 см. Меняется и морфология аскофиллума: исчезают пузыри — "четки", столь характерные для аскофиллума защищенных мест.

Многие камни покрыты *Hildenbrandtia prototypus*, слоевище которой принимает вид корки различных цветовых оттенков, от светло-желтого до темно-красного, в зависимости от степени затененности.

Более развита водорослевая растительность на дне многочисленных

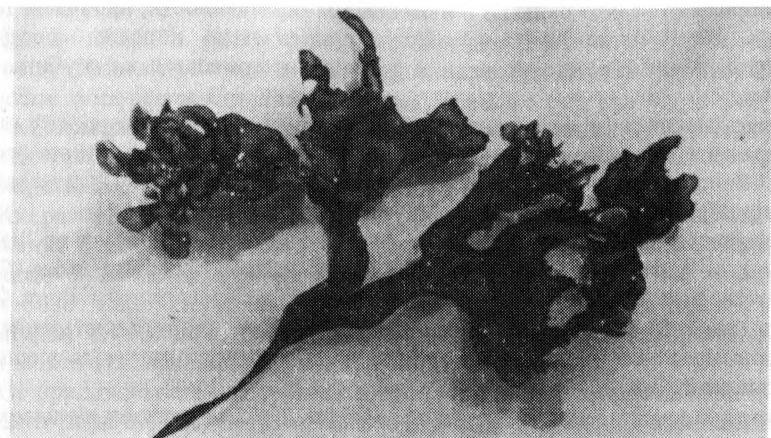


Рис. 13. Филлофора (Phyllophora brodiaei), обитающая в нижней фитали

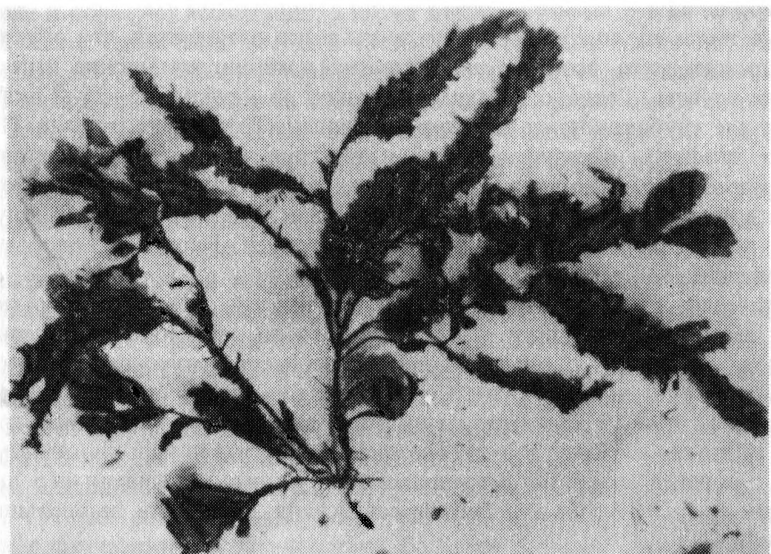


Рис. 14. Фикодрис (Rhycodryx rossica) из группы глубоководных багрянок нижней фитали Белого моря

литеральных ванн, расположенных на разной высоте над нулем глубин. Ванны заполнены чистыми зарослями и ассоциацией из *Fucus distichus* f. *edentatus* или f. *distichus*. Сопутствующие виды: *Chordaria flagelliformis* с эпифитом *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Ceramium rubrum*, *Polysiphonia urceolata*. В проточных ваннах располагается ассоциация *Ahnfeltia plicata* с сопутствующими видами: *Chaetopterus plumosa*, *Corallina officinalis* (биомасса анфельции – до 2 кг/м², хетоптериса, кораллины – 0,5 кг/м²).

В верхней сублитерали до глубины 1–3 м наблюдается ассоциация

Fucus serratus в виде полосы (шириной до 5–7 м) довольно разреженных зарослей.

В открытых участках исчезают формы, характерные для защищенных мест, слабо прикрепленные ко дну (хорды, бурые нитчатки, зеленые пластинчатые, многие красные водоросли, в первую очередь пальмария и полисифония).

Сохраняет свое доминирующее положение ассоциация *Corallina officinalis* с сопутствующими видами: *Cladophora rupestris*, *Chaetomorpha melagonium*, *Chordaria flagelliformis* f. *chordaeformis*.

В ассоциации ламинариевых доминирующее положение занимает *Laminaria digitata* с сильно рассеченными на узкие доли пластинами. Ее заросли наиболее обширны на глубине 3–8 м. Это — настоящий лес, биомасса достигает 13 кг/м², иногда развивается *L. digitata* f. *cuculata*. В небольшом количестве встречается также *L. saccharina*, образующая с *L. digitata* смешанные заросли как сопутствующая форма.

Ламинария любого вида, произрастающая в прибойных участках, характеризуется мощно развитой ризоидальной системой, удлинненным и утолщенным стволиком, утонченной гладкой листовой пластиной. Пояс водорослей из ассоциации ламинариевых в открытых участках прослеживается иногда и до 13–15 м. Одиночные растения и снос с верхних горизонтов — отмечаются на глубине до 18–20 м. Среди ламинарий в качестве сопутствующей формы первого-второго яруса часто встречаются крупные растения ветвистой *Desmarestia aculeata* высотой до 0,7 м.

Из остальных форм нижнего яруса ассоциация ламинарий наиболее широко представлена *Corallina officinalis*. Особенно много ее зарослей на глубине 3 м, она встречается и глубже, где нередко образует самостоятельную ассоциацию. В нижнем ярусе в массе представлены *Odonthalia dentata*, виды *Phyllophora* sp. sp., в значительной меньшей степени встречаются некрупные *Ahnfeltia plicata* и *Palmaria palmata*. Они поселяются и на ризоидах ламинарий, включая *Chaetomorpha aerea*. Под ламинариями также в третьем ярусе стелются корковые розово-красные литотамниевые водоросли. Они произрастают до глубины 30 м.

Глубже ламинарий расположены ассоциации красных водорослей, состоящие из видов родов *Ptilota*, *Phycodrys*, *Phyllophora*, *Polysiphonia*, *Lithothamnion*. Ассоциации красных водорослей начинаются с нижней части зарослей ламинарий и простираются до глубины 25–30 м. В пределах этих глубин водорослевый покров сильно разрежен, за исключением литотамниевых водорослей, которые плотно устилают любые каменистые субстраты. Общая биомасса не превышает 300 г/м². *Ptilota pectinata* более развита у верхней границы ассоциации красных водорослей.

Намечаются два периода в летнем развитии растительности: ранний (вторая половина июня — июль) и поздний (август). В первый период с увеличением ФАР и повышением температуры воды до 5–7° значительна скорость роста водорослей, постепенно увеличивается их масса, сформировываются и развиваются органы размножения. Это — период самой высокой валовой продукции у многих водорослей, за исключением некоторых видов (бурых нитчаток, красных водорослей), у которых этот "пик" несколько сдвинут к концу лета.

Во второй половине июня — в июле с достаточным прогревом воды (8–

13°) созревают рецептакулы у фукусов, спорангии в сорусах у ламинарий, спорангии у большинства остальных видов; это — период высших показателей прироста и самой высокой биомассы многих видов макрофитов (4,1 кг/м²).

Однако валовая продукция фукусовых и ламинарий уменьшается в середине лета: хотя ФАР еще достаточна (3–10 кал/см²/сут), но температура воды слишком высока (иногда до 20°) и отмечен дефицит биогенов.

Рецептакулы у фукусовых желтеют, при созревании гамет они становятся темно-желтыми, почти коричневыми при высевах гамет. Начинается размножение, высева спор у многих видов водорослей. Этот процесс у ряда видов растягивается и переходит на осень. К этому времени обычно у большей части водорослей темп роста падает, но сохраняется высокая биомасса, постепенно уменьшающаяся в конце августа из-за распада верхних генеративных участков слоевища (пластины у ламинарий, сброса рецептакулов у фукусовых и т.д.).

Начинается "отдача" в воду органического вещества, накопленного растениями, и отложение детрита. В июле, в верхнем слое грунта уже накапливается 5,8–17,3 мг С_{орг} сухого вещества, содержание которого зависит от степени опада и разрушения макрофитов. В августе достигнут пик прироста длины и массы, высших показателей развития большинства видов водорослей. Позднее снижается темп их жизнедеятельности, что приводит к общему старению и разрушению значительной части слоевища. В массе развиваются на многолетних галломах эпифиты, в основном нитчатые бурые водоросли. Конец лета — период "расцвета" бурых и в меньшей степени зеленых и красных нитчаток, особенно массовое их развитие наблюдалось в теплые годы (1967, 1971–1973), когда они обволакивали сплошным покровом фукусовые после высева их гамет. У нитчаток наблюдается наиболее высокая скорость прироста и накопления биомассы (до 2 кг/м²), в этом сравниться с ними могут лишь ламинарии и пальмария. У глубоководных красных водорослей наблюдается замедленное течение физиологических процессов по сравнению с перечисленными группами (ламинарии, фукоиды, нитчатки). У некоторых из них только закладываются органы размножения.

Короткая летняя пора на севере — период высшего богатства альгофлоры (более 100 видов). В фитали насчитывается более 30 ассоциаций водорослей. Линейные размеры и масса большинства видов водорослей достигают максимума.

Общая картина летнего распределения донных водорослей достаточно типична для большей части побережий Белого моря. Имеются отдельные отклонения, не нарушающие общего характера размещения макрофитов. Отмечаются различия и в показателях массы, степени развития растительности. Особенности распределения флоры и растительности на берегах Белого моря рассматриваются в главе о донной растительности.

ОСЕННИЙ ПЕРИОД

Осень на Белом море начинается сравнительно рано — в холодные годы в конце августа. Постепенно уменьшаются солнечная радиация и продолжительность светового дня, снижается температура воздуха и воды, учащаются штормы и сгонно-нагонные явления. Осень является периодом постепенного угасания жизненных процессов и начала отмирания многих видов растений, массового опадания генеративных и вегетативных частей слоевища, накопления на дне растительного детрита.

Происходят заметные изменения в растительном покрове прибрежной зоны: уменьшается в 2—3 раза общая масса растительности (до $1,8 \text{ кг/м}^2$). Опадают и разрушаются полые после выхода гамет рецентакулы и генеративные ветви у *F. vesiculosus* и *F. distichus*; продолжается разрушение пластин у ламинариевых, высевявших споры из верхних участков слоевища. У большинства остальных водорослей замедляется или прекращается рост, нарастание массы. Эти процессы идут постепенно, захватывая сначала глубинные фитоценозы. Заметно падает интенсивность фотосинтеза водорослей. По-прежнему в прибрежье доминируют фукоиды и ламинариевые, однако показатели их массы снижаются заметно по сравнению с летом. Новое накопление массы растительности происходит за счет нитчаток, покрывающих все возможные субстраты в первые месяцы осени. В конце сентября — начале октября нитчатки отмирают и исчезают, оставляя после себя толстый (до 15 см) слой детрита на грунте. Осенью наблюдается развитие бентосных диатомовых водорослей (Бондарчук, 1974, 1980), оседающих в массе на грунте и на макрофитах. Последние ослабляют свою жизнедеятельность и не выделяют антибиотиков, препятствующих развитию эпифитов.

Увядание донных макрофитов в прибрежье происходит постепенно до поздней осени, захватывая октябрь, реже начало ноября. У многолетних видов откладываются ассимиляты и утолщаются нижние участки слоевища. Процессы роста замедленны по сравнению с летом. Рост продолжается у аскофиллума, фукуса, ламинарий, некоторых зеленых пластинчатых и красных видов водорослей. Массовая деструкция и отмирание генеративных, а нередко и вегетативных побегов у большинства видов водорослей продолжается до глубокой осени.

С учащением штормов увеличивается выброс растений, окончивших свою вегетацию и продолжающих рост. После сильных штормов на побережьях накапливаются большие валы свежесорванных штормом макрофитов.

Однако жизнь в прибрежной зоне не прекращается, происходит смена вегетирующих сезонных доминантов. В конце сентября — начале октября температура воздуха днем составляет $6-8^\circ$, температура воды — $1,8-2^\circ$. В осушной зоне развиваются такие холодоноводные формы, как *Porphyra helena*, *Sphacelaria arctica*, *Rhodochorton penicilliformis*. Неблагоприятные условия для других водорослей (низкие температура воды, освещенность) уменьшили конкуренцию в прибрежье. Оставшимся в литорали водорослям оказалось достаточно тех количеств ФАР и биогенов, которые имеются в это время года.

В октябре вершины камней в литорали покрываются густыми зарослями

мелкой зеленой нитчатки *Ulothrix flacca* (биомасса около 200 г/м²). В верхней и средней литорали хорошо проточных и слабозащищенных от прибоя мест в массе еще представлены *Porphyra helenae* и *Monostroma grevillei*, *Ulvaria obscura* (биомасса до 0,5 кг/м²).

Ночные заморозки нередко покрывают инеем все водоросли в осушной зоне. Однако иней не приносит большого вреда как молодым слоевищам улотрикса, порфиры, ульварии, так и выросшим за лето светло-оливковым побегам фукоидов; на общем фоне выделяются подростшие с лета многочисленные рецептакулы аскофиллума. Не сбросил свои рецептакулы лишь *Fucus serratus*. В нижнем ярусе ассоциации фукоидов на камнях в массе развиты несмещающиеся заросли *Sphacelaria arctica*, *Enteromorpha intestinalis* и *Rhodochorton penicilliforme*. В верхней сублиторали встречается *Chorda tomentosa*; не обнаруживается *Palmaria palmata* и достаточно *Enteromorpha intestinalis*, меньше бурых нитчаток, исчез *Stictyosiphon tortilis*.

В сублиторали пластины ламинарий лежат словно склеенные на дне. Увеличивается количество детрита, который в виде непрозрачных клубков висит над дном. Вода слабо прозрачна, проникновение ФАР под воду незначительно. Сублиторальная растительность, представленная ламинариями, заканчивает свою вегетацию, однако присутствующие в средней и нижней фители другие формы водорослей, несмотря на замедление обменных процессов, имеют довольно хорошо сохранившиеся слоевища со слабыми признаками разрушения верхних генеративных участков (например, *Ceramium* sp., *Cystoclonium purpureum*). Не прекратили замедленного роста виды филофоры, пtilота. Подавляющая масса органического детрита создается глубокой осенью за счет продолжающегося разрушения пластин ламинарий, рецептакулов и ветвей фукоидов, всего слоевища нитчатых и многих других сезонных форм водорослей.

В конце октября — начале ноября уже появляется первый лед, достигающий за первые дни 10—20 см толщины. Он оказывается довольно устойчивым в губах и кутах заливов. Появление ледового покрова, отрицательная температура воздуха и воды, дальнейшее понижение ФАР, приближение полярной ночи — все это приводит к замедлению жизненных процессов донной растительности в осушной прибрежной зоне Белого моря и прекращению вегетации большинства видов. Разрушение слоевищ окончивших вегетацию макрофитов продолжается в течение всей зимы. Только в сублиторали вегетируют отдельные малочисленные виды водорослей.

Зима обычно начинается с северных районов Белого моря, а также с участков берега, обращенных к северу. К зиме исчезают хорда, порфира, бурые и зеленые нитчатые водоросли; только многочисленные выброшенные на берег слоевища разных видов макрофитов напоминают о сравнительно недавнем их развитии в короткое приполярное лето.

На основании наших круглогодичных исследований на стационарах выяснено, что флора и растительность прибрежных зон моря претерпевают ярко выраженные сезонные колебания. Сезонная динамика проявляется прежде всего в качественном и количественном составе вегетирующих видов, особенно доминантов и руководящих форм растительного покрова. Характерно, что сроки биологических сезонов не полностью совпадают с календарными, хотя и зависят от гидрометеороусловий года.

В целом можно считать, что зима — период относительного покоя, весна — начало роста и развития водорослей, лето — "пик" развития (размножение большинства видов, максимум их линейных показателей и массы), осень — период отмирания и разрушения слоевищ подавляющего числа видов. Ход этот обычен и устойчив, несмотря и на отклонения в сроках разных лет, что характерно для умеренной зоны.

ОБСУЖДЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ СЕЗОНОВ В ДОННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БЕЛОГО МОРЯ

О сезонной динамике донной растительности в морях, омывающих Советский Союз, имеется мало сведений. Сезонные изменения макрофитобентоса изучались в Баренцевом и Белом морях только у отдельных видов (Е. Зинова, 1929; Киреева, Шапова, 1938; Кузнецов, 1947, 1960; Дробышев, 1972; Терехова-Катаева, 1974). Сезонную динамику видового состава водорослей, например в Черном море, исследовали Н.В. Морозова-Водяницкая (1936), Т.И. Еременко (1969), А.А. Калугина-Гутник (1975); на Японском море, зал. Посьет — Л.П. Перестенко (1978). В Балтийском море изучались сезонные изменения растительности на отдельных участках (Jorde, Klavestad, 1963; Lawson, 1957; Kristiansen, 1972).

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА АЛЬГОФЛОРЫ

На рис. 12 приводятся данные по сезонным изменениям количества видов альгофлоры в фитоценозах на основании круглогодичных наблюдений в Кандалакшском заливе за 1970—1972 гг. Отмечаются большие различия флористического состава по сезонам: например, в водах залива зимой обнаружено всего 29—30 видов, весной их становится в 3 раза больше (84 вида), летом — в 5 раз (143 вида), осенью число водорослей уменьшается в 2 раза (69 видов).

Во флоре водорослей бассейна в соответствии с сезонными колебаниями гидрометеорологических условий побережий Белого моря выделяются следующие группировки видов по продолжительности жизни: 1) многолетние, срок жизни которых измеряется несколькими годами; 2) однолетние с почти бесперывной сменой циклов развития по сезонам; 3) сезонные (весенние, летние, осенние, с преимущественным развитием гаметофита или спорофита по отдельным сезонам), иногда эфемерные.

Сроки вегетации известны для большинства видов Белого моря. В табл. 5 представлено число и содержание (в %) всех групп альгофлоры в зависимости от продолжительности жизни.

В альгофлоре Белого моря доминируют однолетние виды (40%). В составе флоры водорослей первенствующее значение приобретают однолетние и сезонные виды (75%). Однако среди видов, получающих массовое развитие, преобладают многолетние формы (63,4%), в то время как однолетние и сезонные составляют только треть от массовых видов.

Значительны и фитоценотические различия: зимой насчитывается 4—5, весной — 8—10, летом — более 30, осенью — 12—14 фитоценозов. Из них многолетних фитоценозов — 23, однолетних — 6, сезонных летних — 7, сезонных весенних или осенних — 4. Сезонные изменения, происходящие

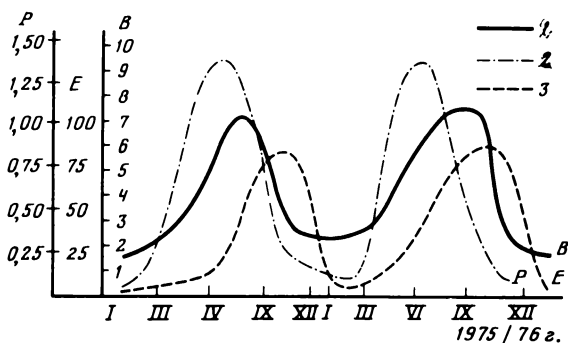


Рис. 15. Сезонная динамика продукционных процессов макрофитов Белого моря
 1 – валовая продукция (P), кг $C_{орг}/м^2$; 2 – биомасса, кг/м²; 3 – элиминация (%)

в связи с ростом и развитием растений и сменой климатических условий на протяжении вегетационного периода, наблюдаются и внутри фитоценозов. В ряде мест подток холодных или теплых течений, различная глубина обитания водорослей и соответственно прогрев вод, более высокий на мелководьях, неодинаковая прозрачность вод – все это может повлиять и на развитие флоры, определяемое в основном сезонными параметрами.

Наблюдается неодинаковое сочетание растительных ассоциаций, их большее или меньшее развитие в различных сезонных микроусловиях. Например, микроклимат в районе Соловецких островов, расположенных почти в центре моря, у Полярного круга, благоприятствует массовому развитию ряда тепловодно-умеренных форм (например, *Ulva lactuca*) в краткое время очень теплого лета и редко появляющихся в других районах.

Таблица 5

Группы видов водорослей в зависимости от продолжительности жизни

Группа	Вся флора		Массовые виды	
	общее число видов	%	общее число видов	%
Многолетние	46	25,4	25	63
Однолетние	73	40,3	10	25
Сезонные	8	4,5	1	2
весенние	8	4,5	–	–
летние	36	20 (19,8)	2	5
осенние	10	5,5	2	5
	181	100	40	100

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ НА СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫХ БЕРЕГАХ БЕЛОГО МОРЯ

Для этих побережий характерен слаборазвитый растительный покров в фитали в связи с отсутствием надежного субстрата для прикрепления растений: спорам водорослей негде "заякориться"; сильные приливо-отливные течения также препятствуют заселению дна крупными водорослями.

Некоторые исследователи (Дерюгин, 1928, 1930; В. Кузнецов, 1960), принимая во внимание особенности рельефа дна в районе Воронки, предположили, что в течение последних столетий связь Белого и Баренцева морей становится все меньшей и что возникает своеобразный барьер для обмена фаун (Бабков, Голиков, 1984). Однако в отношении альгофлоры пока не заметно такого ограничения, наоборот, обнаружили проникновение из Баренцева моря в Белое некоторых видов водорослей (Калугина, 1957, 1958; Возжинская, 1975), так как подобный барьер из осадков (Яружинский, 1873) не препятствует обмену макрофитов, растущих в прибрежье и расселяющихся вдоль него.

Об интенсивном размыве Мезенского берега и сильном обмелении устья р. Мезени имеются указания также в лоциях Белого моря. В период наших экспедиций (1971–1975 гг.) в этом районе мы также столкнулись с изменениями рельефа дна, не совпавшими со старыми навигационными картами. Возможно, обмеление может быть обусловлено работой самого моря и причиной обмеления может служить накопление на дне губ и заливов "растительных отбросов"; перемешанных с гравием и песком (Фаусек, 1891).

Такие скопления часто образуют своеобразное покрытие грунта: вязкую, топкую, наполненную растительными полуразложившимися остатками массу — "няшу", богатую органическими соединениями и заполняющую куты многих губ. В отсутствие волнения и под влиянием опреснения в них быстро разлагаются и захораниваются остатки растительности, не подверженные минерализации (Лузгин, Найдин, 1970). Эти места, заливаемые самыми большими в бассейне приливами, топкие и опасные, подобно болотным трясинам. В заиленном грунте нередко обнаруживались почти целые, но мертвые черные фукоиды, сохраняющиеся лучше более мягких по консистенции талломов ламинарий. Ежегодно в случаях заноса растений накапливается 4–8 см органического осадка.

Эти явления свидетельствуют о ведущей роли макрофитов и растительной продукции в осадконакоплении и обильном снабжении грунтов органическим растительным веществом.

У мысов п-ова Канин Нос и других растительность располагалась на каменистых россыпях. Это: ассоциации фукусовых, состоящие из *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*, *Fucus serratus*, их общая биомасса не выше 2 кг/м². Все фукусовые низкорослые, слоевища не превышают 20 см, рецептакулы к осени обычно сбрасываются. Климат более суровый, чем в южных участках, и ледовые условия не позволяли расти более высоким формам.

Пояс ламинариевых прослеживается от 0 до 3 м глубины. Это ассоциации *Laminaria saccharina* и *L. digitata*, высотой 50–80 см, имеющие спороносящие формы. Характерны для ламинарий крепкие стволики толщиной 1,5–

2,5 см, способные удерживать слоевище на сильном течении. Отмечались прикрепленные к субстрату стволы с обрывом пластины, содранной льдом. Биомасса ламинарий не превышает $1,5-2 \text{ кг/м}^2$. Мощность ствола и укороченность пластины прослеживаются у ламинарий Баренцева, Берингова и Охотского морей (Гайл, 1948; Е. Зинова, 1940; Возжинская, 1966).

Из сопутствующих водорослей в нижнем ярусе ламинарий развиты: *Halosaccion ramentaceum*, *Ptilota pectinata*, *Phycodrys rossica*, *Desmarestia aculeata*, виды *Phyllophora* (*P. interrupta*, *P. brodiaei*), *Polysiphonia arctica*. Этот "пояс" прослеживался до 12–15 м глубины, ниже отмечались отдельные красные водоросли *Polysiphonia arctica*, *Pantoneura baerii*, арктические холодноводные виды.

В Мезенском заливе, в наиболее удаленных от моря кутовых его участках, начиная со среднего горизонта и до 1–2 м глубины илисто-песчаной осушной зоны, образовался сплошной покров (до 14 см высоты, биомасса – $0,4-2,2 \text{ кг/м}^2$) из ассоциаций зеленых и бурых нитчатых макрофитов. К осени на них развились в массе диатомовые колониальные водоросли-микрориты. Коричнево-рыжая паутина бурых нитчаток становится по цвету более темной от огромного количества эпифитных диатомей, покрывающих своеобразной "шубой" нити макрофитов (Бондарчук, 1984).

Доминирующими формами оказывались зеленые сезонные водоросли: *Urospora penicilliformis*, *Phizoclonium rigidum*, *Rh. tortuosum* (биомасса не более 150 г/м^2).

В массе развивались к середине лета энтероморфы (*E. prolifera*, *E. intestinalis*), их биомасса – $2,5 \text{ кг/м}^2$. Часто образовывались смешанные заросли водорослей из разных экземпляров (от 0,3 до 14 см высотой и в возрасте от 0,5 до 3 месяцев).

Среди бурых нитчаток по массовости развития в нижней литорали доминируют виды *Pyraliella* (*P. varia* и *P. litoralis*) и *Ectocarpus* (*E. confervoides*, *E. siliculosus*).

В мористых участках залива эту же группу сезонных, быстро растущих форм представляли *Scytosiphon lomentaria* и группа видов *Dictyosiphon* (биомасса не более $1,5 \text{ кг/м}^2$). Значительных скоплений они не образуют из-за сильных течений, хотя в большом количестве развиваются в сублиторали (до 1–2 м глубины).

В сублиторали встречались экземпляры ламинарий только первого года, крупных подросших растений на таком субстрате нет.

Глубже, до 5–10 м, иногда встречались единичные красные водоросли видов *Polysiphonia* ($S = 10$, $B = 50 \text{ г/м}^2$), реже – видов *Phyllophora*. Много наносных, неживых растений.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВАЛОВОЙ ПРОДУКЦИИ, БИОМАССЫ, ЭЛИМИНАЦИИ ДОННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Для макрофитобентоса нам удалось выявить сезонную и годовую динамику основных продукционных процессов: первичной продукции, накопления биомассы и элиминации за 1965–1984 гг. Эти процессы регулируются в основном годовым ходом изменений температуры воды, суммарной ФАР и количеством биогенных элементов.

Результаты многолетних наблюдений, полученные из стационарных

Таблица 6

Основные показатели
биологической продуктивности макрофитов Белого моря
(средние данные за 1966–1974 гг.)*

Биологические сезоны, месяцы	Первичная продукция (P), мг C _{орг} /м ² ·ч	Биомасса (B), кг/м ²	Прирост массы, г	Элиминация (E), %
Зима (XI–III, 4–5 мес.)	0,001	1,25	0,01	40–50
Весна (ранняя) (III–V, 1–1,5 мес.)	0,01–0,21	1,25–2,5	1,2–1,4	10–15
Весна (поздняя) (V–VI, 1,5 мес.)	0,05–1,53	2,75–2,8	4,4–7,2	5
Лето (VI–VIII, 2 мес.)	0,06–0,74	3,2–4,1	0,3–1,5	15–20
Осень (IX–X, 2 мес.)	0,04–0,1	1,8–3,8	0,18–0,3	25–30
Среднее за год вегетации	0,26–0,31	2,14–2,57	P/B-1,14	–

Годовая продукция важнейших макрофитов Белого моря

Продукция	Нитчатые формы водорослей	Фукоиды (5 видов)	Ламинариевые (6 видов)
C _{орг} /м ² (кг)	0,6	0,3–1,9	1,07–2,6
C _{орг} /м берега (кг)	4,7–5,4	4,8–7,1	6,1–12,8

* Районы исследования: защищенные участки Кандалакшского залива и Соловецкого архипелага.

наблюдений в 1965–1984 гг., представлены в таблице средних значений первичной продукции макрофитов, их биомассы и деструкции, а также коэффициента прироста массы в течение всех сезонов и для года в целом (табл. 6). На рис. 15 показаны сезонные различия в характере этих процессов у доминирующих и руководящих форм прибрежий Белого моря.

Наиболее показательным оказывается коэффициент прироста массы, показывающий изменения биомассы по отношению к первому сезону года или началу вегетации макрофита. Этот коэффициент был рассчитан для основных форм беломорского фитобентоса (фукусовые, ламинарии, группа бурых нитчаток, глубоководные красные водоросли), вегетирующих в течение всех или определенных сезонов. Последовательность и устойчивость этих процессов сохраняются по годам, несмотря на разные показатели первичной продукции, биомассы, элиминации, что связано с метеорологическими условиями года. Знание сезонной динамики продукционных процессов имеет большое значение для определения рациональных сроков заготовки донных водорослей с целью получения максимального выхода продуктов их переработки.

Эти процессы (1, 2, 3 на рис. 15) имеют обычно вид одновершинных среднестатистических кривых¹ (разных по высоте), максимумы которых у каждого процесса последовательны по сезонам: максимум первого процесса приходится на период интенсивного фотосинтеза и темпа роста водорослей в длину (весна-лето); максимум второго процесса отмечается позднее — летом, в период наибольшего прироста длины и массы; максимум третьего приходится на позднюю осень, на период отрицательного роста и разрушения слоевища. Ступенчатость этих процессов проявляется устойчиво по годам по наблюдениям за годы исследований.

Среднегодовые климатические показатели суммарной солнечной радиации, температуры и содержания биогенных элементов выявляют устойчивость их годового хода и последовательность во времени, несмотря на межгодовую изменчивость.

Характерной особенностью продукционных процессов является различие не только во времени, но и в соотношении их показателей: валовая продукция превышает биомассу, которая выше элиминации в течение вегетационного периода. Различие количественных показателей валовой продукции и биомассы свидетельствует о том, что часть валовой продукции расходуется растением на энергетические затраты: дальнейший синтез более сложных органических соединений, выделение РОВ в воду, отток и транспорт по слоевищу ассимилятов (см. гл. VI).

Сезонная смена доминирующих и второстепенных форм растительного покрова в фитали накладывает отпечаток на общий ход вегетации макрофитов и приводит к смещению во времени пиков первичной продукции и накопления биомассы. Сокращение или увеличение сроков вегетации, особенно сезонных форм, в зависимости от гидрометеорологических условий года может влиять и на показатели развития. Многолетние формы более строго следуют сезонной смене всех основных процессов их жизнедеятельности.

МОНИТОРИНГ ДОННЫХ ВОДРОСЛЕЙ БЕЛОГО МОРЯ (по результатам наблюдений 1965—1984 гг.)

Работы по мониторингу донных водорослей в Белом море очень важны для характеристики состояния ресурсов промысловых морских растений. В наших исследованиях (1965—1984 гг.) отмечены не только сезонные, но и межгодовые колебания в развитии ряда видов водорослей, накоплении ими массы, сроков их вегетации под воздействием межгодовых изменений гидрометеоусловий в бассейне (Надежин, 1959, 1966).

По нашим данным и данным других исследователей, для Белого моря, как и для всей Северной Атлантики, характерно неравномерное чередование лет с более или менее высокими показателями температуры воздуха и воды (обычно называют "потепление" или "похолодание" в Арктике).

Годы условно разделяются на "теплые", "холодные" и "умеренные" (Возжинская, 1974а, б). По согласованию с гидрологами ЛГУ и ГОИН

¹ На графике изображены среднестатистические кривые, однако натурные кривые могут быть и с 2—3-мя вершинами (у нитчаток).

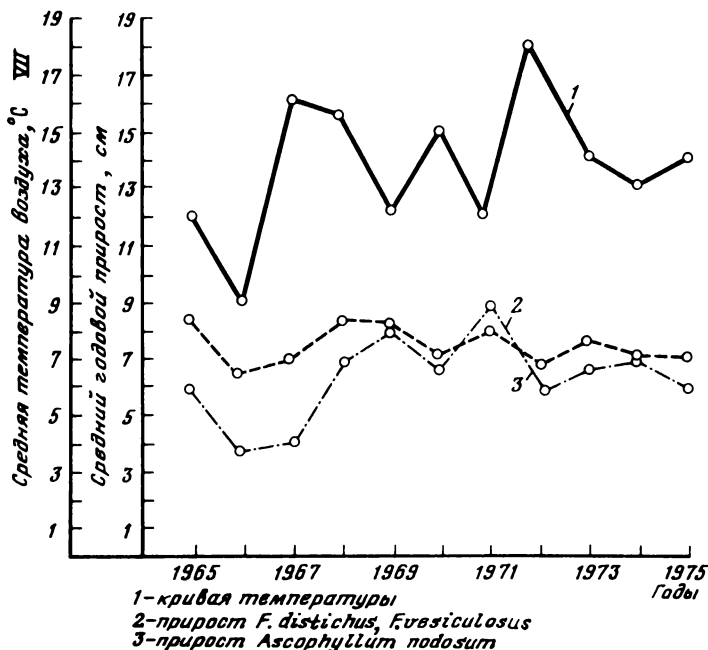


Рис. 16. Межгодовая динамика приростов фукоидов

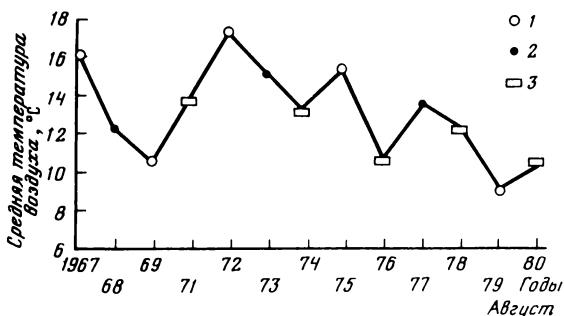


Рис. 17. Межгодовое развитие нитчатых бурых водорослей (1968–1980 гг.) в районе Большого Соловецкого острова (экз./м²)

1 – много (< 1 тыс.); 2 – средние (до 500); 3 – мало (до 200)

(К.Д. Крейман, Е.А. Нинбург, 1982 г; устные сообщения), а также с сотрудниками БС ЗИН АН СССР (Л.В. Прыгункова) принято называть "теплыми" годами те, когда средняя летняя температура воды в июле превышает 10°, а "холодными" – с температурой воды ниже 10°.

Межгодовая изменчивость, большие колебания метеоусловий, гидрологических показателей и изменения ФАР по годам оказывают существ-

Таблица 7

Среднегодовой прирост фукусовых (наши данные 1965–1983 гг.)

Характеристика года*	Год	Температура поверхности воды (июль), °С	Прирост, см			
			Fucus vesiculosus		F. distichus	Ascophyllum nodosum
			f. typica	f. giganteus		
Ум.	1965	12	6,0±0,08	13,5±0,24	5,9±0,06	8,2±0,3
Хол.	1966	6–8	3,6±0,03	10,0±0,16	3,5±0,07	5,3±0,24
Т.	1967	15–16	4,0±0,18	10,8±0,3	3,8±0,13	6,7±0,18
Ум.	1968	12	7,65±0,11	11,3±0,23	7,2±0,09	7,8±0,27
Хол.	1969	9–10	5,75±0,09	10,0±0,17	6,1±0,13	6,8±0,51
Т.	1970	14	4,8±0,1	10,5±0,28	6,4±0,07	6,9±0,29
Ум.	1971	12	6,5±0,24	13,1±0,16	8,7±0,18	7,85±0,16
Т.	1972	15	4,25±0,19	9,7±0,10	5,7±0,09	6,6±0,08
Ум.	1973	10–12	4,9±0,22	10,6±0,19	6,4±0,12	7,3±0,13
Т.	1974	12–13	5,1±0,19	11,8±0,34	6,3±0,25	7,2±0,23
Ум.	1975	9–14	5,05±0,15	11,1±0,29	5,9±0,23	6,7±0,17
Т.	1977	13	5,4±0,17	12,4±0,23	6,2±0,17	6,4±0,19
Ум.	1978	11–10	5,9±0,24	11,3±0,18	6,1±0,19	6,1±0,25
Хол.	1979	10	5,3±0,29	10,4±0,21	5,8±0,2	5,7±0,28
Хол.	1980	7–8	4,2±0,09	9,7±0,2	4,5±0,6	5,4±0,2
Хол.	1982	9	4,2±0,07	9,1±0,19	4,3±0,4	5,9±0,19
Т.	1983	12	4,8±0,09	10,3±0,21	5,1±0,27	6,1±0,18

*Т. – теплый год (t воды июля выше 10°); Хол. – холодный (t воды июля ниже 10°); Ум. – умеренный.

венное влияние на рост и развитие донной растительности, ее сезонную изменчивость (рис. 16, 17).

Согласно наблюдаемым данным, большая разница в гидрометеорологических условий и соответственно в росте и развитии донной растительности отмечалась весной и летом. Так, в 1973, 1975, 1976, 1978, 1979, 1982 гг. весна была холодной, наблюдалась низкая температура ($2-5^\circ$). В 1967, 1972, 1977, 1983, 1984 гг. весна была теплой, температура довольно высокой – выше 8° (до $12,1^\circ - 31.V-1.VI$ в 1972 г.). Соответственно разнятся и сроки схода ледового покрова. Развитие донной флоры задерживается при низкой температуре и, наоборот, ускоряется при повышении весенней температуры.

Летняя температура (июль–август) также сильно изменяется по годам. Так, в "теплые" (1967, 1970, 1972, 1975, 1977, 1983, 1984) годы температура в июле была $12-15^\circ$ (максимальная – до 20°), выше среднеклиматической на $3-5^\circ$. В "холодные" (1964, 1966, 1969, 1979, 1982) годы – всего $6-9^\circ$. Такая разница в температуре воздействует на сроки появления, темп роста и размножения многих видов водорослей; происходит запаздывание развития в "холодные" годы. Характерно, что теплолюбивые виды (*Ulva lactuca*) наиболее интенсивно развиваются в "теплые" годы. В "холодные" годы их очень мало; преобладают холоднолюбивые высокобореальные и арктическо-бореальные виды.

Таблица 8

Температура и сроки начала размножения (выход гамет и спор) фукусовых, ламинарий и других видов водорослей за 1965–1984 гг. на Белом море (Карельский берег)

Год	Температура воды, С на глубине 0–1 м	Fucus vesiculosus	Ascophyllum nodosum	Laminaria saccharina	Нитчатки
1965	12	10.VII–15.VII	10.VII	25.VI–10.VII	–
1966	7	15.VIII	18.VIII	18.VII–1.VIII	VI и VIII
1967	15,5	30.VI–5.VII	10.VI–20.VI	20.VI	VI, VII, VIII, IX (много)
1968	13–12,5	25.VII	25.VI	30.VI–VII	VI, VIII–IX (средне)
1969	9,5	5.VIII	8(–15).VIII	15.VII–VIII	VII–VIII (мало)
1970	12,5	15.VII–3.VIII	15(28).VI	30.VI–5.VII	VII, VIII (много) 1
1971	12,5	18.VII	23–30.VI	28.VI–1.VII	(много) 1–2
1972	15,7	14.VII	25.VI	15.VI–25.VI	(много) 3–4
1973	12,1	25.VII	10–15.VII	30.VI–5.VII	(много)
1974	15,4	20.VII	30.VI–1.VII	25.VI–VII	V (мало), VII–IX (много) 2–3
1975	14,5	23.VII	1–5.VII	28.VI–VII	VII, VIII, IX 3
1976	12,5	1.VIII	8.VII–15.VII	5.VII	2–3
1977	13,9	20.VII	5–10.VII	29.VI	3–4
1978	10,9–9,8	28.VII	25.VI–15.VII	10.VII	2
1979	9	10.VIII	20.VII	1–10.VIII	1
1980	9–10,9	10.VII	5–10.VII	20.VII	(много) 2–3
1981	10,9	30.VII	20–25.VII	25–30.VII	2–3
1982	8,9	28.VII–5.VIII	1–2.VIII	22.VII–1.VIII	2–3
1983	12,6	19.VI	21–28.VI	2.VII	2–3
1984	12,5	–	5–21.VI	–	3–4

В "холодные" годы биомасса и численность ряда видов также претерпевают изменения. Весьма заметной оказывается низкая продукционная способность у нитчаток: в интенсивности фотосинтеза проявляется лишь один максимум (см. рис. 17). В "холодные" годы в 1,5 раза и более замедляется темп роста и фукоидов и ламинарий (табл. 7).

Наиболее показательны сроки размножения *Ascophyllum nodosum* и *Laminaria saccharina* (табл. 8). Так, если в обычные или умеренные годы (1965, 1968, 1973, 1978 и др.) сброс рецептакулов аскофиллума отмечен в десятых числах июля, то в "холодные" (1966, 1969, 1979, 1980, 1982) — позже более чем на месяц, в августе. Сроки "запаздывания" обусловлены низкой температурой воды. В "теплые" годы высеv гамет и появление первых зооспор происходит в конце июня (1967, 1970, 1972, 1974, 1984 гг.).

Аналогичная картина наблюдается и с интенсивным ростом некоторых других видов. При раннем вскрытии льда, в "умеренные" и "теплые" годы, помимо постепенного повышения температуры воды, происходит и большее проникновение ФАР в глубину, что наблюдалось в раннюю весну 1967, 1972, 1973, 1976, 1983 гг. В связи с этим отмечался большой прирост, например, пластин спорофитов ламинарий в мае—июне этих лет, пик массы достигался в июле, в июне начиналось спороношение. Раннее вызревание обеспечит и ранние сроки добычи сырья.

Чрезмерный (выше 13—15°) прогрев вод летом (1967, 1972, 1975 гг.) может губительно сказаться на росте гаметофитов и спорофитов. В особенно теплые летние периоды 1967 и 1972 гг. температура воды была на 3—5° выше среднеклиматических данных. В результате наблюдалась массовая гибель молодых спорофитов ламинарии, что и привело к потерям урожая в последующие годы. Снижение массы водорослей отразилось на заготовках сырья.

Наиболее благоприятными для накопления массы многих видов, в том числе ламинарий, можно считать "умеренные" годы: 1965, 1968, 1970, 1971, 1976, 1978, 1983, особенно годы с большой пасмурностью. В эти годы отмечались значительный прирост длины и массы, начало спороношения в июле, наивысшая масса в июле—августе и большие "урожаи".

Более раннее развитие альгофлоры отмечено нами и после "теплых" зим (1970/71, 1974/75 гг.), когда в некоторых участках побережья не было льда. Это явление (при соответствующих показателях температуры воды летом) привело к сдвигу и более ранним срокам вызревания органов размножения.

После суровых зим, при позднем таянии льда наблюдались: "запаздывание" развития, позднее появление некоторых видов, сдвиг на отдаленные (в пределах месяца) сроков размножения, максимумов продукционных процессов (фотосинтеза и накопления массы). Эти явления были отмечены нами после зимы 1976/77, 1978/79 гг., когда высота льда составляла 2 м, а также при заносе льдов в июле с Карского моря в 1966 и 1976 гг.

ВЛИЯНИЕ МЕЖГОДОВЫХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАЗВИТИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Для беломорской донной растительности нами выявлены пределы температуры, при которых интенсифицируются развитие макрофитов, рост определенных видов водорослей и их размножение, независимо от района их распространения. Эти пределы температуры являются видовой физиологической константой.

Общий прогрев воды до 5–7° приводит к массовому весеннему развитию донной флоры. Дальнейшее повышение температуры с 8 до 13° обуславливает начало размножения у многих видов, варьирующее у каждой группы или вида водорослей. Температура 8–9° оптимальна для созревания сорусов ламинарий. Ее некоторое повышение способствует выходу их зооспор. Созревание и выход гамет у фукоидов начинается при температуре 8–10° и продолжается при температуре до 17°

У сублиторальных багрянок оптимум обычно лежит в пределах 5–7°. Возможны градации, например, у пальмари: тетраспоры образуются при 10–12°, цистокарпы — при 4–6°, для анфельции — 5–8°, для филлофоры, пtilоты — 3–5°. Для размножения бурых нитчаток благоприятна температура 10–12°. При такой температуре продолжается размножение, длительность которого зависит от вида водорослей. Оно имеет разные сроки и прекращается у большинства видов при температуре ниже 3–5°, за исключением некоторых сублиторальных форм.

Вода в Белом море редко прогревается выше 20° (только в губах до 25°). Дальнейшее повышение температуры воды приводит к торможению жизнедеятельности, особенно размножения водорослей, и отрицательно сказывается на состоянии слоевища водорослей (Лютова, Фельдман, 1960).

Колебания температуры в различных участках моря в одно и то же время года оказываются решающими для сроков роста и размножения у одних и тех же видов. Так, сроки созревания рецептакулов у фукоидов различаются на 1–2 недели в период одного года в районах Карельского берега, Соловецкого архипелага, Горла в течение одного летнего месяца (июля).

Самый высокий темп роста (весной — в начале лета) также обуславливался содержанием биогенных элементов в воде именно весной (май). Дефицит биогенов отмечался в конце лета, в это же время несколько тормозятся ростовые процессы водорослей (июль).

Различны по протяженности сроки вегетации. От недели до месяца запаздывает появление сезонных форм, их развитие и размножение. Наблюдается запаздывание на месяц от времени появления единичных талломов до массового их развития у бурых нитчаток.

В отдельных районах Белого моря не совпадают примерно на 3–4 недели сроки начала роста водорослей, их развития, размножения, максимума массы, деструкции. Эти различия обусловлены гидрологическими условиями, их межгодовой изменчивостью и структурой в пределах бассейна. Поэтому в более северных районах сроки вегетации сжаты.

Возможно, температурные константы в последовательности процессов роста и развития различных видов водорослей обеспечивают минимум

конкуренции в прибрежных ассоциациях среди видов, занимающих одну и ту же экологическую нишу. Физиологическая активность водорослей изменяется в зависимости от температурного режима в зоне их обитания. Так, после бурного роста и размножения фукоидов к концу лета более развиты нитчатые формы, поселяющиеся в массе на фукоидах; позднее, осенью, в массе развиваются диатомовые уже в качестве эпифитов на нитчатых (Бондарчук, 1974а, б, 1980).

Годовые колебания температуры существенно влияют на особенности развития донных форм (Walker, Richardson, 1957). Например, мы можем назвать такие умеренные годы, как 1965, 1968, 1973, 1976, годами интенсивного роста некоторых видов, в первую очередь ламинарий и фукусовых, а 1967, 1970, 1972, 1977, 1983 — годами обильного развития нитчаток. Все это имело последствия и в промысловой добыче ламинарий. Особенно теплым было лето 1972 г., когда нитчатые водоросли росли в массе все лето. В 1974 г. нитчатки развились в массе в конце лета, когда была достаточно прогрета вода.

Межгодовые колебания роста, накопления массы, сроков размножения как бы повторяют ход кривой климатических показателей. За 1965—1975 гг. нами выявлена эта межгодовая изменчивость у многих видов водорослей, в частности доминантов. Средние показатели прироста за годы наших исследований наиболее сильно различались у *L. saccharina*, *Fucus vesiculosus*, *Palmaria palmata*. У других видов эти различия также имели место, но межгодовые изменения были не столь резкими.

В табл. 7 использованы средние показатели верхушечной части 50 экземпляров фукусовых в различных участках с пределами возможных отклонений. По величинам прироста в разные годы видно, что наиболее интенсивный прирост приходится на более "умеренные" годы, в которые температура поверхностной воды в июле не превышает 15° и не падает ниже 10° . По-видимому, именно в этих пределах лежит температурный оптимум роста фукусовых Белого моря. Например, в относительно теплые 1967, 1972, 1975, 1983, 1984 гг. начало прироста и начало размножения, их "пики" у многих водорослей были более ранними по сравнению с умеренными и холодными годами. Особенно наглядным примером воздействия температурных колебаний на развитие водорослей является сброс рецептакулов у аскофиллума. Весь берег в этот период буквально был усеян опавшими рецептакулами. Это явление отмечено в разное время в разных районах бассейна. На Терском берегу, в Горле, где по сравнению с Карелией среднемесячная температура на $5-8^{\circ}\text{C}$ ниже, высев гамет и сброс рецептакулов происходят на 7—14 дней позднее.

Наблюдается также более ускоренное развитие видов в отдельные годы. Так, в 1976 г. — относительно прохладном и ненастном — большое количество дождей и стоков со значительным содержанием биогенных элементов не только не повредило росту, но и, наоборот, ускорило его темп, особенно у ламинарий, которые были даже крупнее, чем в предыдущем году. Суммарный их рост в 1976 г. оказался, однако, меньшим, чем в 1974 г. Вероятно, достаточный прогрев вод в весенний и раннелетний период способствует более интенсивному развитию макрофитов.

Разница в прогреве воды по годам в начале развития водорослей вызывает, по-видимому, и разницу в ежегодных темпах прироста длины

и массы, сроках размножения у ряда видов водорослей (табл. 8). Эти показатели особенно различаются у литоральных форм, где резко выражены сезонные явления по сравнению с сублиторалью и где растения более подвержены сезонным колебаниям гидрометеорологических условий.

Как видно из табл. 7, важно не только то, что наибольший прирост у фукусовых приходится на умеренные и умеренно теплые годы. После лет с резкими колебаниями отмечается задержка ростовых процессов макрофитов и наблюдается наименьший прирост, как и в эти годы. Длительность последствий межгодовых колебаний на рост и развитие донных макрофитов неодинакова.

В связи с этим представляется возможным прогнозировать урожай водорослей по условиям весны и лета на данный год и по условиям осени — на год последующий.

Глава V

БИОЛОГИЯ ДОМИНАНТОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Согласно нашим исследованиям, в Белом море из почти двухсот видов донных водорослей лишь четверть образует массовые заросли, доминируя по численности и массе. Мы изучали биологию этих видов, которая рассматривается по их значительности для бассейна: это в первую очередь ламинариевые водоросли.

ЛАМИНАРИИ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

В Белом море растет 6 видов ламинариевых водорослей: *Chorda filum* (L.) Lamour., *Chorda tomentosa* Lyngb. *L. saccharina*, *L. digitata*, *Saccorhiza dermatodea* (De la Pyl.) J. Ag., *Alaria esculenta* (L.) Grev. Седьмой вид — *L. hyperborea* Foslie, широко распространенный у берегов Северной Атлантики (Ю. Петров, 1974), не обнаружен.

Два вида встречаются чаще других — *L. saccharina* и *L. digitata*. Они образуют большое количество экологических форм. Эти формы объединяют по строению и форме пластины-листа типовых видов в две обширные группы: "saccharinae" и "digitatae" (рис. 18, 19).

Согласно литературным данным и нашим исследованиям (Калугина, 1957; В. Кузнецов, 1960; Гемп, 1962; Возжинская, 1967, 1971б, 1974, 1977, 1982; Денисов, 1971; Макаров, 1978, 1982; Кореников, 1982), в сублиторали Белого моря массовое распространение имеют только эти два вида ламинарий; они же служат важнейшим промысловым объектом.

Достаточно четкие данные о биологии беломорских ламинарий отсутствуют. Имеются сведения, нуждающиеся в уточнении и дополнении (Киреева, Шапова, 1938; Тиховская, 1940; Е. Зинова, 1914; Кузнецов, 1946; А. Зинова, 1953; Гемп, 1962; Возжинская, 1967, 1971а, б). Разнородность сведений свидетельствует прежде всего о чрезвычайной пластич-

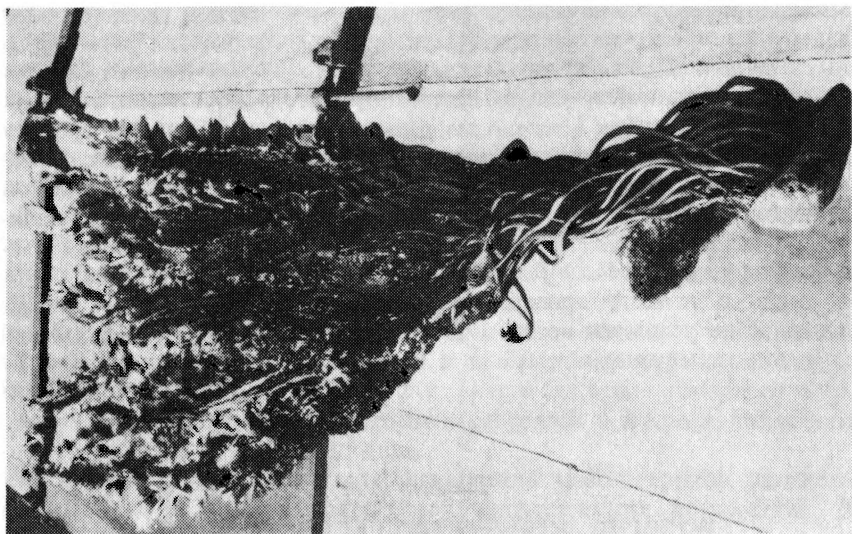


Рис. 18. Беломорская ламинария *L. saccharina*

Экземпляры из Онежского залива. Соловецкие острова, более 2,5 м высоты, поднята с глубины 6 м

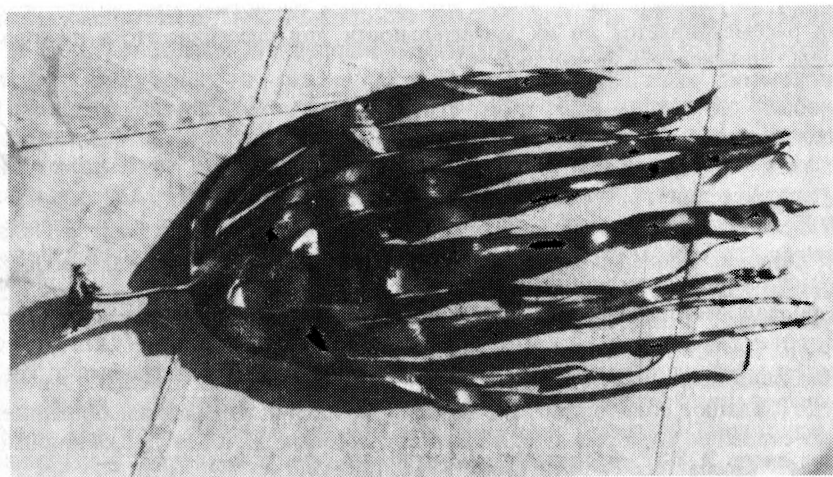


Рис. 19. Беломорская ламинария *L. digitata*

Соловецкий архипелаг, о-в Малая Муксалма, более 3 м высоты, поднята с глубины 4,5 м

ности этих водорослей. Это касается сроков спороношения, размеров, продукции, экологии видов.

Сублитораль исследована мало. Вероятно, наибольшее внимание биологическим особенностям ламинарий уделил В.В. Кузнецов. Однако у него есть преждевременные выводы, в частности об "угнетенности" беломорских ламинарий по сравнению, например, с мурманскими.

Ламинариевые водоросли образуют самостоятельный или смешанный пояс, простирающийся в Белом море в основном на каменистых грунтах, от нижней границы приливо-отливной зоны (от глубины 1–2, до 10–12 м, редко — до 18 м), с массовой зоной развития на глубинах от 3 до 7–8 м.

Наши наблюдения подтверждаются данными других исследователей (Денисов, 1966, 1974; Коренников, 1982; Макаров, 1978). В литературе есть упоминание о нахождении ламинарий на больших глубинах (Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1948; Гемп, 1962; Ю. Петров, 1977). Эти данные при обследовании прибрежных зон в легкоодолазном снаряжении не подтвердились.

К сожалению, даже в современных справочниках указывается, что заросли ламинарий встречаются до 20–30 м глубины. Ошибочные сведения такого рода приводят к серьезной дезориентации в промышленности, так как в зоне усиленной эксплуатации пояса ламинарий оказываются неоправданными затраты на поиск сырья в диапазоне глубин 10–20 м.

Обнаружение преимущественно мертвых слоевищ ламинарий ниже границ зоны их обитания свидетельствует лишь о наличии так называемого "свала" оторванных от субстрата и неспособных к фотосинтезу макрофитов. Можно лишь отметить проникновение на глубину по материковому склону слоевищ водорослей и детрита из них. Их особенно много в "свале" поздним летом.

Была сделана проверка физиологической деятельности ламинарий, поднятых с глубины 20–25 м. Выяснилось, что подобные слоевища не проявляют физиологической активности, что обусловлено низкими температурой и световым порогом. На этих глубинах с постоянной температурой от 0 до 2° они пребывают, медленно превращаясь в детрит и растворенное органическое вещество, когда происходит массовые разрушение и сброс верхних участков пластины. Имеются сведения (устные сообщения И.Я. Агаровой, В.В. Стрельцова) об органическом веществе, образующемся при распаде слоевища ламинарий на глубине, возвращенном с приливо-отливными течениями в осушную зону и сублитораль до 5–10 м.

СЕМ. LAMINARIACEAE

Laminaria saccharina (L.) Lamour. — ламинария сахаристая (с цельной листовой пластиной)

Lamoroux Essai Thallas, p. 22, 1813; Е. Зинова. Водоросли Мурмана, 1914, вып. 2, с. 269; А. Зинова. Определитель бурых водорослей северных морей СССР, 1953, с. 162; Ю. Петров. Обзорный ключ порядка Laminariales и Fucales морей СССР. Нов. сист. низш. раст., т. XI, с. 153, 1974; *Fucus saccharinus* Linnaeus. Spec. plant., t. 1, p. 161.

Морфология. Слоевище ламинарий состоит из трех частей: многолетняя части (ризоиды, стволик-стебель) и однолетняя часть — пластина-лист. Ризоиды корнеподобные, округлые, в окончании плоские, наползающие на субстрат выросты в нижней части растения, служащие для его механического прикрепления и удержания на грунте.

Распределение в пределах пояса по глубинам в прибрежье ламинарий весьма неоднородно благодаря исключительной их пластичности. Образует сплошные заросли от 0–1 до 10–12 м глубины.

Таблица 9

Размеры и масса *Laminaria saccharina* и *Laminaria digitata* в различных участках Кандалакшского и Онежского залива (3-летние экземпляры)*, 1973–1976 гг.

Участок	Ствол, см		Пластины, см	
	длина	ширина	длина	ширина
<i>L. saccharina</i>				
Защищенный	32±7,1	1,3±0,8	93±28,9	21±7,15
Слабозащищенный	47±10,0	1,2±0,5	144±21,1	70±7,3
Открытый	15±9,2	0,5±0,2	55±22,5	9,5±1,7
<i>Двинский залив</i>				
Слабозащищенный	42±6	1,5±0,3	70±11	102±3,1
Открытый	68±4	1,7±0,4	62±5	74±2,6
<i>L. digitata</i>				
Слабозащищенный	59±3	2,1±8,3	200±8,3	61±1
Проточный	17,0±5	3±0,3	247±10,5	62±1
Открытый	101±6	2,7±0,5	538,5±12,4	83±1,3

Участок	Масса, г		Общая масса, г	
	ствол	пластина	\bar{W} , г	B , г/м ²
<i>L. saccharina</i>				
Защищенный	27,8±79,4	113±8,8	140,8±105,99	16,1±0,8
Слабозащищенный	52 ±21,9	593±79,05	645±100,95	14,6±0,6
Открытый	17 ±7,5	150±48,5	167±56,0	4,8±0,1
<i>Двинский залив</i>				
Слабозащищенный	109,2±18	398±49	507,2±47	0,8±0,1
Открытый	240±41	135±23	375±26	2,9±0,3
<i>L. digitata</i>				
Слабозащищенный	169±8,1	909±10,4	1078±14	3,5±0,6
Проточный	190±4,2	910±9,8	1100±13	18,1±1,4
Открытый	308±3,7	856,4±11,7	1064,4±9	10,1±0,9

Количественные характеристики приведены по осредненным промерам 1000 экз.

Размеры водорослей чрезвычайно варьируют в зависимости от экологии, сезона и возраста. В табл. 9–10 представлены данные по средним размерам и массе ламинарий, растущих в пределах различных побережий Белого моря. Это — самые крупные растения, настоящие "гиганты" Беломорья.

Судя по наблюдениям на опытных площадках, ежегодно сверху по стволу прирастает новая группа в виде мутовки ризоидов. По их количеству нередко можно определить возраст растения. Чем старше растение, тем мощнее ризоиды и стволы, тем труднее оторвать их от грунта.

Таблица 10

Морфометрические показатели *L. digitata* в зависимости от возраста и глубины.
Субстрат – камни, Соловецкие острова, пролив

Глубина, м	Однолетки					Двухлетки	
	стволоик		пластина			стволоик	
	<i>l</i> *	<i>d</i>	<i>l</i>	<i>d</i>	масса	<i>l</i>	<i>d</i>
1	–	7	25	11	29	–	–
2	–	9	39	14	30	34	1,2
3	–	19	40	17	31	42	1,3
4	–	18	57	14,5	33	62	2,0
5	–	12	53	15	34	73	1,8
6	–	9	63	11	33	16	13,35
7	–	6	31	9	22	15	1,3

Глубина, м	Двухлетки			Трехлетки				
	пластина			стволоик		пластина		
	<i>l</i>	<i>d</i>	масса	<i>l</i>	<i>d</i>	<i>l</i>	<i>d</i>	масса
1	–	–	–	–	–	–	–	–
2	107	28	120	51	1,4	143	48	240
3	125	32	180	70	1,3	138	78	385
4	167	46	205	48	2,3	217	66	704
5	151	49	206	92	2,09	214	82	511
6	65	23	195	36,1	1,75	140	43	186
7	71	23	142	25	1,6	108	32	240

**l* – длина, *d* – ширина.

Стволик плотный, гибкий, прутовидный или древовидный (в высохшем состоянии), округлый в основании и плоский в верхней части, служит для поддержания листовой пластины. Ежегодно стволик утолщается и растет в верхней части, причем его нижняя часть самая старая. Здесь отлагаются так называемые "годовые кольца" (как в стволах деревьев) за счет неравномерного развития срединного слоя по сезонам, нового отрастания ризоидов, отходящих от стволика в выпуклых образованиях (рис. 20).

Пластина-"лист" – плоская, плотная, гладкая или кожистая, чуть слизистая на ощупь, линейная, линейно-овальная, существует около года, затем постепенно разрушается, зимой и весной разваливаясь в руках, так как физиологически неактивна.

Морфологические особенности, размеры, масса ламинарий, их распределение обусловлены движением воды. В качестве примера можно взять образцы, растущие на берегах Онежского и Кандалакшского заливов в летний период (рис. 21). В табл. 9 и 10 приведены эти осредненные сведения.

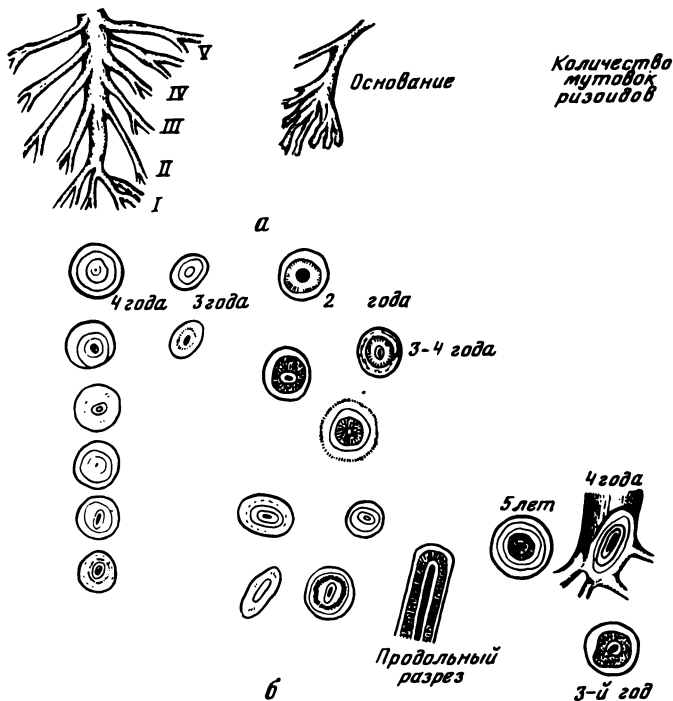


Рис. 20. Определение возраста ламинарий по морфологическим и анатомическим признакам

а — по количеству мутовок ризоидов; I–V — число лет; *б* — поперечные и продольные срезы створки ламинарий

На островах в центральной части бассейна, на Малой Муксалме и у Анзеров, где отмечаются интенсивные течения, *L. saccharina*, имеет узкую пластину. Ширина составляет 20–30% от общей длины пластины. В районе Карельского и Поморского побережий, где течения ослабевают, пластина более плотная. Ширина с возрастом достигает 40–50% от длины пластины (1–2,2 мм).

L. saccharina, обитающая на Терском берегу, напоминает по внешнему виду ламинарий Карельского берега. Однако ее размеры значительно меньше из-за усиливающегося движения воды. Удлиняется и утолщается створка макрофита для механического удержания слоевища на грунте.

В зарослях ламинарий встречаются как мелкие (их большинство), так и более крупные (единичные) растения. Их размеры регулируются возрастом и экологией. Суммарная масса таких растений достигает нескольких килограммов, длина — нескольких метров (4, 5 м). Это наиболее старые растения: именно они выкашиваются косой, канзой, драгой. Мелкие водоросли располагаются у границ зарослей (см. табл. 11). Наиболее благоприятной для развития является зона 2–7 м глубиной.

Возрастная структура, численность, масса ламинарий неодинаковы по сезонам и по годам. Обычно в зарослях присутствуют различные возраст-

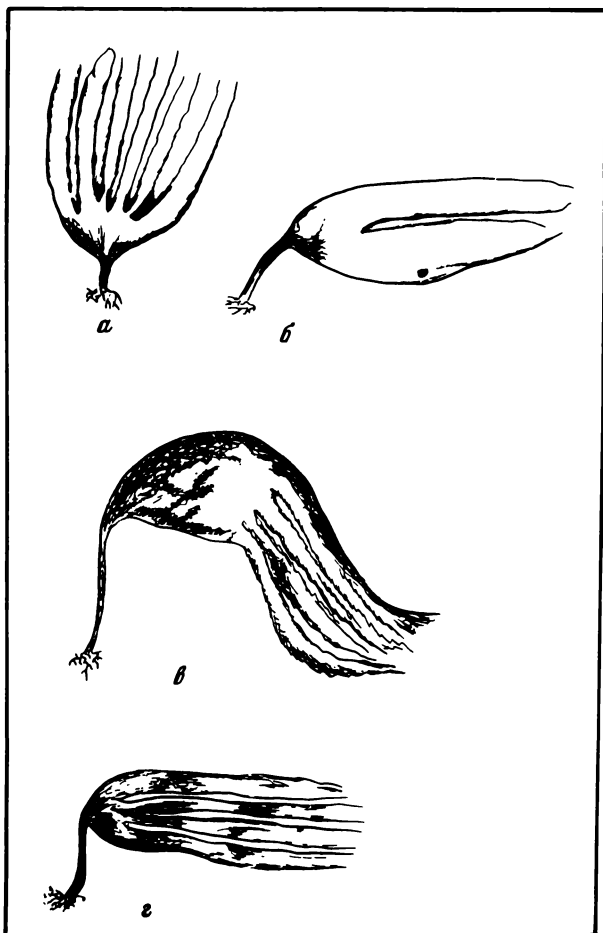


Рис. 21. Морфологическая изменчивость слоевища *L. digitata* в зависимости от интенсивности движения воды

a – губа Капорская; *б* – Карельский берег; *в* – Малая Муксалма; *г* – Терский берег

ные группы, доминируют по численности формы сравнительно молодого возраста (45–80% популяции), многолетние формы единичны, встречаются в количестве 1–2 экз. на 1–9 м² (табл. 18).

Возрастная структура популяции (по материалам на плантациях) характеризуется сезонной устойчивостью: летом по численности доминируют молодые "сеголетки", массовое развитие которых приурочено ко второй половине лета, зимой – взрослые 3–5-летние формы, так как в осенние шторма погибает большинство молодых экземпляров. В зарослях по биомассе доминирует одна возрастная группа, начиная с двухлетнего возраста. У "сеголетков" (растений данного года), несмотря на огромную численность (до 200 экз./м²), биомасса низкая.

Сеголетки отмечаются в популяции круглый год с одним "пиком" в середине—конце лета, когда они покрывают всевозможные субстраты, включая растрескавшуюся кору взрослых ламинарий. Например, на фрагменте ствола (20 см X 18 мм) образовался огромный клубок переплетенных сеголетков общей массой около 1,8 кг. Осенью и зимой погибает много сеголетков; одной из причин гибели служит неблагоприятный для вырастающего слоевища слабо укрепленный субстрат, который не в состоянии удержать тяжелое растение; т. к. на первом году жизни пластина не сбрасывается.

По нашим наблюдениям, *L. saccharina* живет до 4—5 лет. Сроки вегетации у *L. saccharina* — 6—8 месяцев. Они могут быть сдвинуты в зависимости от гидрометеорологических условий года и района, запаздывая и сокращаясь в суровые годы.

Предположения Г. Мягкова (1975), В. Макарова (1978) о двухлетнем жизненном цикле ламинарии, вероятно, относились к узкому интервалу верхней части пояса, в прогреваемых местах.

Растения старшего возраста располагаются в зоне, благоприятной для развития. Их мало у верхней и нижней границ пояса — мест с интенсивным и ослабленным светом. В средней части пояса взрослые макрофиты выделяются на общем фоне зарослей крупными размерами; это свидетельствует об отрицательном влиянии границ пояса (лимите ФАР) и меньшей защите в краевых участках.

Разница возрастов в популяции выявляется и с глубиной обитания: в верхней части пояса отмечаются все возрастные группы, в нижней — одного возраста, не считая сеголетков. Доминирование группы обусловлено неравномерностью распределения температуры и ФАР под водой по разным годам. Наблюдается доминирование какой-либо возрастной группы. Полноценное развитие группы связано со стойкими гидрологическими условиями в течение года. Например, в 1966, 1970 и 1974 гг. доминировали 3-летки, в 1969, 1973 гг. — 2-летки, а в 1967 и 1971 гг. — 4-летки. Выявление доминанта проводилось нами в конце июня до появления массовых сеголетков.

***Laminaria digitata* (Huds.) Lam. — ламинария, пальчаторассеченная (с рассеченной листовой пластиной)**

L. Imoroux Essai. Thallass. p. 22, 1813.

Е. Зинова. Водоросли Мурмана, 1914, т. 2, с. 275; А. Зинова. Определитель бурых водорослей северных морей СССР, 1953, с. 151; Ю. Петров. Обзорный ключ порядков Laminariales и Fucales морей СССР. Нов. сист. низш. раст., 1974, т. XI, с. 153; *Fucus digitatus* Hudson, Fl. angl., 1962, p. 474.

Морфология. Пластина обычно рассечена на доли, ее форма сильно варьирует в зависимости от возраста и экологии (см. табл. 9, 10). В районе Муксалма и других однотипных участках с интенсивным течением *L. digitata* имеет длинную сильно рассеченную листовую пластину и длинный (до 2 м) ствол, необходимый для поддержания всего слоевища при сильном движении воды.

В губах, связанных с морем (например, в Капорской), где наблюдается замедленное движение воды, листовая пластина сильно расчленена, но ствол и пластина значительно короче, чем в местах с сильным течением.

На Карельском берегу (Кандалакше), в мористой части залива с сильным течением длинные пластины *L. digitata* имеют мало рассечений (не больше одного-двух) и сравнительно длинные стволики (см. рис. 20). На Терском берегу *L. digitata* сходна с *L. digitata* Муксалмы, Соловецкого архипелага, но все экземпляры значительно мельче, так как очень сильное волнение и прибой могут выдержать лишь мелкие формы.

Размеры. Максимальная длина таллома — 5,3 м, масса — 2,1 кг (по: В.В. Кузнецов, 1960 — ламинарии достигают только 95 см длины и 1,1 кг массы). Его вывод, по-видимому, связан с наблюдениями только у верхних границ пояса *Laminaria*, где условия ее развития нетипичны.

L. digitata в первые годы жизни является сопутствующей формой *L. saccharina*; доминирующее положение занимает в зарослях только на 3-м году жизни.

СТРУКТУРА ЗАРОСЛЕЙ

Для выработки рекомендации по добыче и промышленному восстановлению ламинариевых водорослей необходимо изучить структуру их зарослей. Для этого мы подсчитывали на каждом погонном метре все растения. Затем определяли положение маточников¹. Выяснилось, что структура зарослей имеет ячеистый характер, причем в узлах решетки располагаются крупные растения. Вокруг них группируются более мелкие растения — поросль. Причем такая структура зарослей прослеживается на всех глубинах, однако самые крупные растения отмечаются только в середине зарослей на глубинах 4—6 м. По краю зарослей (верхнему и нижнему) тянется кайма более низкорослых водорослей. "Маточники" среди них отсутствуют. Общая урожайность их невелика (не более 1/16 биомассы пояса).

Если в верхней части зарослей карликовость можно объяснить близостью к осушной зоне, то в нижней части сказываются неблагоприятные световые условия, падение ФАР. Вместе с тем само краевое положение в зарослях неблагоприятно сказывается на развитии растений. Так, в узких ленточных зарослях близ Еремеевских островов только положением пограничных зарослей можно объяснить угнетение и измельчание растений на глубине уже 6—7 м. Так, если на глубине 3—5 м длина пластины была 105 см, ширина 15 см, то на 8 м — соответственно 31 и 9 см. Заросли измельчаются.

Эта закономерность прослеживается и на отдельных крупных камнях: в середине камня отмечаются крупные растения, затем — защищающие их от воздействия волн мелкие растения по краю камней. Например, в районе стационара на Соловецких островах (табл. 11) структура зарослей прослежена на камнях.

Таким образом, становится очевидным, что при добыче следует сохранять краевую кайму зарослей (тем более, что она дает ~15% количества массы) как охраняемые границы самой заросли. Выявлено, что краевые участки зарослей плохо восстанавливаются, т. к. именно эти части зарослей

¹ Маточник — 3—4-летние особи с наиболее жизнестойкими зооспорами.

Таблица 11

Характеристика 2–3-летних ламинарий *Laminaria saccharina*.
Июль 1971 г., Соловецкий архипелаг, прибойный участок, каменистый субстрат

Глубина, м (положение в зарослях)		Масса, г	Длина стволика, см	Длина пластины, см	Ширина/толщина пластины, см
1	Край	20	33	51	17/1,0
	Центр	75	31	85	30/0,8
2	Край	20	8	37	21/0,4
	Центр	40	33	54	30/0,6
3	Край	175	85	47	39/0,8
	Центр	80	83	43	35/0,7
4	Край	120	52	114	23/1,2
	Центр	350	100	90	58/1,0
5–5,5	Край	250	57	110	65/0,7
	Центр	120	52	114	23/1,2
6–7	Край	340	112	88	54/1,0
	Центр	175	36	131	24/1,1
8–8,5	Край	500	52	270 + 53	32/1,2
	Центр	140	16	145	27/1,2
9–9,5	Край	100	23	85	22/0,6
	Центр	179	24	99	25/1,1
10–10,5	Край	50	17	68	16/0,8

подвержены угнетению и разрушению гидродинамическими воздействиями. При добыче ламинарий рекомендовано оставлять по 1–1,5 м по вертикали на границах зарослей.

Можно рассматривать структуру зарослей в качестве своеобразной ячеистой сети, в "узлах" которой размещаются наиболее крупные и здоровые растения, расстояния в таких ячейках составляют 3–7 м.

Выявленная нами закономерность структуры, защитной роли края зарослей подтверждают высказывания (Blum, 1969; Burrows, 1964; Dawson, 1966; Ю. Петров, 1974) о положении водорослей при интенсивных гидродинамических воздействиях. Почти аналогичные явления отмечаются в поведении популяций рыб, формирующих стада в определенной структуре на течениях.

При выборе камней, которые должны засеиваться в марикультуре, следует учитывать, что на каждом из них вырастает только 5–7 растений (оседание зооспор и прорастание гаметофитов еще больше). Обычно считалось, что размер камня должен обеспечить прикрепление ("заякоривание") одного растения. Наблюдения показали, что мелкие камни не обеспечивают полного развития водорослей. "Засеивать" надо камнями по размерам, близким к плоским булыжникам площадью около 10 × 10 см.

Продолжительность жизни – 6–7 лет, вегетации – 6–9 месяцев, что зависит от метеорологических условий года и района.

Водоросли, растущие на глубине 3–6 м, несколько отличаются по строению и морфологическим показателям от водорослей, растущих на меньших глубинах, от 1,5 до 4 м, даже на территории водорослевого хозяйства.

Так, экземпляры *L. digitata* в среднем на большей глубине имеют несколько большие размеры. Средняя длина листовой пластины этих водорослей, растущих на малых глубинах, $204,25 \pm 18$ см, а на глубинах 3–6 м — $215,6 \pm 20$ см (взрослые экземпляры).

Laminaria имеют на разных глубинах в общем одинаковую длину листовой пластины — около 205–210 см — в более глубоких местах обитания сохраняют значительно большую часть старой пластины. На глубине 1,5–4 м длина старой пластины в среднем $28,57 \pm 11$ см, а на глубине 3–6 м — $57,65 \pm 22$ см (в два раза больше). Такие различия в длине пластины можно объяснить также механическим воздействием приливо-отливных течений. Водоросли, располагающиеся ближе к берегу, на меньших глубинах, подвергаются более сильным воздействиям течений, чем макрофиты, растущие глубже. Определенную роль играет и температура: на больших глубинах воздействие температурного фактора усиливается за счет высокой скорости течения воды и вертикального перемещения водного слоя приливо-отливными течениями. Водоросли, находящиеся на меньших глубинах, растут, как правило, в прогреваемых водах, и скорости биохимических процессов в них могут быть выше. Совместно с действием приливо-отливных течений этот фактор создает условия для быстрого роста и быстрейшего разрушения пластины у мелководных ламинарий; при пониженной температуре воды на глубине темп роста замедляется.

РАЗМНОЖЕНИЕ БЕЛОМОРСКИХ ЛАМИНАРИЙ

По нашим наблюдениям (Возжинская, 1974а, б, 1977а, б; Макаров, 1978, 1982; Возжинская, Макаров, 1982), размножение ламинарий наступает только на втором году жизни. Первый год как бы необходим для закрепления жизненных позиций ламинарий. Как видно из рис. 22, сначала идет рост слоевища в длину. После того, как оно выросло, наступает созревание растения, увеличивается его масса, и пластина утолщается.

Наибольшая длина и масса приходятся на летние месяцы, обычно на конец июля–август. Эти сроки могут быть сдвинуты в ту или другую стороны в отдельные годы в зависимости от метеоусловий. Так, в 1965, 1967, 1971, 1975 гг. максимальная масса растений отмечена нами для июля, в более прохладные 1969, 1973, 1979 гг. — в августе.

Закладка соруса происходит после таяния льда в мае при освещенности не менее 20 тыс. лк и температуре не ниже $3-5^{\circ}$. Сорус закладывается в верхней, наиболее зрелой части пластины и постепенно созревает. Через месяц созревают первые спорангии, находящиеся в верхней части пластины. Отчетливо в средней части пластины виден сорус в июле. При просмотре под микроскопом поперечных срезов, сделанных в разных участках пластины, видно, что созревание зооспор в спорангиях начинается сверху и идет постепенно. Полное созревание спорангиев и первый высеv зооспор возможны при температуре не ниже $7-10^{\circ}$.

К лету закладывается и начинает развиваться уже заметно для глаза наблюдателя общий сорус, возвышающийся на 1–2 мм над серединой пластины и отличающийся от нее более темным цветом. Его проявление четко просматривается на пластинах спустя 1–2 ч после их подъема из воды. Сорус проходит по середине пластины пятнами или полосой, споран-

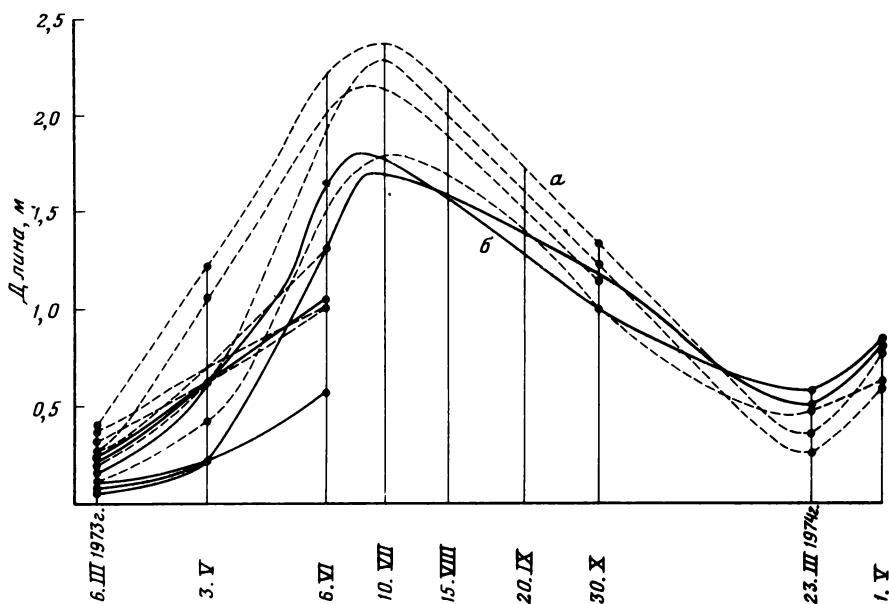


Рис. 22. Сезонный рост *L. saccharina* на глубине 4 м (а) и 6 м (б)

гии более зрелые и темные по окраске — в ее верхней части. Весь сорус приобретает темно-оливковую окраску к концу спороношения, растянутого на несколько месяцев. Осенью часть пластины, разрушающаяся из-за высева спор или трещин, становится темно-коричневой или рыжей. Трещины располагаются по верхним оконечностям пластины, что приводит к уменьшению массы.

Высев спор постоянно продолжается почти до зимы по мере их вызревания сверху вниз. На поперечных срезах через сорус, сохраняющийся довольно продолжительное время, отмечаются спорангии с зооспорами. Однако прорастание зооспор замедлено в связи с наступающими зимними холодами и низкой освещенностью. По-видимому, это период относительного покоя, продолжающийся до конца зимы, когда при постоянной температуре (подо льдом) освещенность достигнет определенной величины — не менее 10 мккал/с, и прорастание вновь станет возможным.

СОЗРЕВАНИЕ И РАЗВИТИЕ СПОР

Степень зрелости спорангиев на пластине зависит от возраста ламинарии. Судя по нашим наблюдениям (129 растений *L. saccharina* и 96 *L. digitata* в 1975 г. Всего за 1971–1980 гг. обследовано более 1000 экз.), молодые двухлетние растения созревают позднее по сравнению с ламинариями более старшего возраста. Созревание зооспор у первого вида происходит раньше, чем у второго. С третьего года жизни созревание спорангиев наступает в конце июня—начале июля, т. е. довольно рано. Сроки созревания зависят от метеорологических условий: ранние — в теплые годы и поздние — из-за позднего таяния льда или холодной и поздней весны (озимые и яровые).

Неодновременное созревание спорангиев в зависимости от возраста, различные сроки спороношения разных участков пластины отмечаются нами впервые, что важно для марикультуры на искусственных плантациях ламинарий.

Статистическая обработка данных показала большую изменчивость формы и размеров не только пластины и стволика ламинарий, но и формы и размеров соруса на пластинах, степени зрелости спорангиев. Почти не встречается двух абсолютно одинаковых растений. Однако при всей этой изменчивости можно найти и ряд закономерностей в созревании и высеве спор, имеющих сезонный и возрастной характер: два пика в году и соответственно появление гаметофитов и спорофитов.

Мы просмотрели серию поперечных срезов через различные участки пластины ламинарии 3-летнего возраста в июле 1975–1977 гг. Верхняя часть пластины насчитывает 4–5 месяцев (считая начало роста в феврале), средняя часть – 2–3 месяца, нижняя – 1–1,5 месяца. Срезы проводились в участках с сорусами. Оказалось, что в наиболее старой, верхней части пластины эпидермис прорван, споры уже высеялись, почти все спорангии пустые, вся эта часть пластины в трещинах. В средней части пластины наблюдаются зрелые, почти поспевающие спорангии с еще не вышедшими из них в воду зооспорами. В нижней части пластины или почти не видно соруса, или же спорангии только образуются в ткани пластины.

Такая картина созревания четко прослеживается у обоих видов ламинарий. Отмечаются лишь более ранние сроки созревания спор у ламинарии сахаристой по сравнению с ламинарией пальчаторассеченной, что может быть связано с более глубоким обитанием последней и меньшим количеством света в зоне ее обитания, а также с особенностями развития обоих видов.

Зачатки спорангиев впервые наблюдались в мае при температуре не ниже 3–5°С всего у 2–3 экз. из 50–100 меченых растений. Первые спелые спорангии и выход в воду зооспор отмечаются в конце июня: 18–24% популяции имеет спороносный слой на пластине. Судя по результатам статистической обработки, среди однолеток с сорусами в июле–начале августа наблюдается около 5% растений, среди двухлеток – до 20%, среди трехлеток – 35–40% растений с спорогенным слоем (Возжинская, Макаров, 1982). Чем старше растение, тем интенсивнее оно репродуцирует.

В конце лета–начале осени уже 35–60% взрослых растений имеет спорогенный слой на пластине. Сентябрь–октябрь – также активные месяцы в спороношении ламинарий. Так, среди однолеток отмечается уже 30% спороносных экземпляров, среди двухлеток – 52%, среди трехлеток – 36–72%.

Осенне-зимние шторма способствуют значительному уменьшению зарослей ламинарий. Происходит и естественное отмирание слоевищ. Количество растений уменьшается в 5–10 раз по сравнению с летом. Осложняются и расчеты по выявлению истинного числа спороносных экземпляров. Степень достоверности не столь велика, как летом. По отношению к летним данным количество спороносных растений составляет всего 1,5%.

Несмотря на присутствие растений со спорангиями зимой (из пробы 15 экз. 2 макрофита могут оказаться спороносными), следует считать зимний период неблагоприятным для размножения ламинарий.

Полученные данные позволяют рекомендовать при искусственном разведении в качестве маточных растений 2—3-летние образцы в летний период для того, чтобы в благоприятные для роста и развития ламинарий летние месяцы полностью прошел весь цикл размножения последних.

Образцы ламинарий четырех-пяти лет сравнительно малочисленны в популяции, но вполне могут служить маточными экземплярами при марикультуре, так как их репродукционная способность еще высока.

Отклонения в положении спороносного слоя на пластине, времени его образования и продолжительности спороношения имеют место у разных экземпляров, но они не столь значительны.

В зависимости от времени высева спор можно наметить два периода их появления: первый, летне-осенний, когда в связи с ускоренным развитием в полярный день появляются первые зооспоры из верхних, более старых частей пластины; второй, осенне-зимний, с переходом на весну, когда высев зооспор происходит из нижних, более молодых участков пластины. Их созревание замедленно по сравнению со спорами из верхних частей пластины. Оседание спор и их дальнейшее прорастание интенсивно в более теплой и, таким образом, в менее вязкой воде.

В соответствии со спороношением происходит и разрушение пластины, что сказывается на уменьшении общей массы. Оно неравномерно: верхняя часть пластины разрушается (до 25%) за половину месяца (считая за 100% полной длины пластину в конце июня). Во второй половине июля—августе в зарослях ламинарий можно наблюдать такую картину: 1/4 пластины разрушается, на 1/4 пластины ниже происходит высев спор и растрескивание ее наружных покровов, 1/4 пластины имеет созревающие спорангии, в последней же 1/4 пластины сорус почти незаметен.

Мы не связываем разрушение верхней части пластины ламинарий с воздействием гидродинамики, так как в летний период штормов наблюдается мало. Они не столь продолжительны, и их влияние может быть лишь второстепенным в процессе разрушения слоевища.

В более поздний, осенний период высев спор приводит к потере уже 50% и более от всей пластины. В октябре—ноябре остается 1/3—1/5 часть пластины, все растение имеет сильно укороченный вид. Воздействие усиливающихся осенних штормов значительнее, чем летом. Они не только убыстряют разрушение обветшалых пластин, но часто отрывают все растение целиком от грунта. Однако в ноябре встречаются экземпляры со спорангиями (сообщение В.Н. Макарова).

Характерно общее утолщение пластины: по сравнению с весной и летом осенью толщина пластины увеличивается в 5,5 раза. К этому времени усиливается и отток ассимилятов из верхних участков фотосинтезирующих тканей в нижние. Транспортировка ассимилятов, происходящая вниз по слоевищу через свободное пространство (СП), вызывает утолщение в октябре в 3—5 раз (по сравнению с июлем) нижних частей слоевища.

За зиму подо льдом из оставшейся части пластины (не более 1/4 части от длины в июне) высеваются последние споры. К весне разрушается и эта часть пластины. Остается лишь ее утолщенная срединная часть, напоминающая неширокий ремень с пустыми, малочисленными спорангиями.

Перекаченные из верхней в нижнюю часть пластины ассимиляты используются в начале роста новой пластины. Если осенью старая часть пластины

была настолько толстая, что даже не перекручивалась при сушке и не сворачивалась при упаковке, то весной та же часть напоминает старую губчатую ткань, разваливающуюся в руках. Выход зимних спор из спорангиев, использование фотосинтатов (ассимилятов) в образовании новой пластины — эти процессы оказываются конечными в жизнедеятельности старой пластины. Если она и сохраняется, то теряет упругость.

Выявлено, что развитие ламинарий из позднеосенних зооспор дает возможность перезимовавшим гаметофитам и спорофитам начать рост на 2,5–3 месяца раньше (в марте), чем растения из зооспор поздневесеннего спороношения, и достичь половозрелости уже на 2-м году жизни у *L. saccharina* и на 3-м у *L. digitata*. Неоднородность развития разных сроков зооспор позволяет называть спорофиты из позднеосенних зооспор и осеннезимних гаметофитов "озимыми" и спорофиты из поздневесенних и раннелетних зооспор и гаметофитов — "яровыми" (по аналогии с зерновыми культурами). Биологический смысл создания такого резерва для вида — дополнительное время для спокойного и раннего развития в относительно однородных подледных условиях, перезимовка.

Неравномерность высева спор в течение года приводит соответственно и к разным срокам появления гаметофитов, а затем и спорофитов ламинарий. Они могут присутствовать в зарослях всегда с конца июня—июле. Однако прорастание зооспор в гаметофиты и зиготы в спорофиты-сеголетки имеет, вероятно, и особые закономерности, обусловленные как температурными градиентами, так и световым оптимумом, в частности определенным фотопериодом, недостаточным в осенне-зимние сезоны.

Отрицательная температура и отсутствие достаточного количества световой энергии зимой подо льдом тормозят прорастание спор и зигот и их рост в дальнейшем. Мы ни разу не наблюдали этих процессов в сходных условиях в аквариуме. Рост фиксировался лишь при определенном фотопериоде. И наоборот, рост и развитие происходят ускоренными темпами при непрерывном воздействии света, столь обильным в полярный день поздней весной, ранним летом. Условия полярной ночи в Белом море следовало бы считать периодом относительного покоя или замедленного развития для ламинариевых и других водорослей.

РАЗВИТИЕ ПРОРОСТКОВ СПОРОФИТОВ

Если неодинаковы сроки появления спорангиев, высева спор, их прорастания в гаметофит, дальнейшего появления спорофита, то, по-видимому, соответственно можно наметить и разные типы развития проростков, судя по двум разным пикам их появления — ускоренному (летнему) и замедленному (осенне-зимнему). В первую группу попадают проростки от высева зооспор из нижней части пластин с замедленным развитием или даже отсутствием развития в неподходящих условиях (зимой). К этой же группе относятся проростки, появившиеся в результате высева зооспор из верхней части пластины (с последующим прорастанием зооспор в гаметофиты, образованием зигот и их прорастанием в спорофит-проросток), но уже с ускоренным развитием в условиях полярного дня. Зимние спорофиты менее жизнеспособны. Эти явления освещаются нами впервые.

Вторая группа проростков составлена соответственно от высева зооспор

из средних участков пластин с их последующим развитием. Если в позднелетний—раннеосенний периоды окажется достаточным количества света для цикла развития ламинарии, то к зиме могут вырасти спорофиты незначительных размеров. Зимой их рост заторможен до появления первых солнечных лучей. Эти проростки находятся в позднеосенний период в условиях интенсивного перемешивания вод. Осенние шторма особенно губительны для молодых спорофитов, их становится меньше. Зимой, подо льдом, когда наступает затишье, эти же спорофиты, но уже в значительно меньшем количестве, покоятся под покровом более крупных спорофитов в ожидании весны, когда освещенность достигнет 10 мккал/с. Вероятно, в отсутствие достаточного фотопериода зооспоры если и успевают прорасти в гаметофиты, то дальнейшее их развитие может иметь сильно растянутые сроки, захватывая зиму, возможно, и весну.

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПРОРОСТКОВ СПОРОФИТОВ

В летнее время происходит более быстрый и частый высев зооспор. В осадках под ламинариями отмечается масса осевших спор, позднее буквально все дно усеяно мелкими "сеголетками". Эта густая молодая поросль отмечается летом на искусственных субстратах (буйках, выставленных в феврале—марте для контроля, протянутых шнурах-канатах), где еще в мае не заметно ни одного растения, а в июле эти субстраты притапливаются от обилия мелких спорофитов¹.

Сезонный "пик" появления проросших сеголетков приходится только на летний период, хотя они встречаются постоянно среди зарослей макрофитов. По-видимому, в весеннее или зимнее время развитию хрупких гаметофитов, помимо отсутствия света, препятствует конкуренция с придонным микроскопическим населением (например, диатомовыми, бактериями). Это подтверждается и сезонным соотношением "сеголетков": весной или ранним летом в популяции 3—5 (10) % ювенильных спорофитов, в то время как в конце лета, часто даже в июле — 80 (90) %. Осенью (к октябрю) отмечается уже 30 (50) % проростков из всей популяции, зимой — только 2—5%. Это свидетельствует о том, что благоприятным для их роста является именно лето, а не зима.

После выхода из спорангиев и оседания зооспоры прорастают в нитевидный гаметофит, для чего необходимо 18—20-часовое непрерывное освещение (в сумме около 300 мкал, т.е. сутки). В отсутствие света зооспоры не прорастают. Спустя 7 (14) дней наблюдается появление микроскопического заростка (гаметофита). Пол его намечается спустя 2—4 дня (Nasegawa, 1962; Tokida, Yabu, 1962; Yabu, 1964; Kain, 1963—1971). При наблюдениях на предметных установках прорастает около 70 (90) % зооспор.

Через 10 дней — три недели после оплодотворения из зиготы развиваются ювенильные спорофиты, достигающие длины 1—5 см. Они покрывают сплошным ковром дно под крупными ламинариями, поселяются и на их стволах. Из зигот прорастает сразу не более 80—90% спорофитов. Весь цикл летом занимает менее двух месяцев (6—8 недель). За оставший-

¹ Обилие летних спорофитов в обрастаниях искусственных пластин отмечал и Н.А. Перцов (1974).

ся период вегетации (1–2 месяца) ювенильные спорофиты – “сеголетки” увеличиваются в 5–10 (иногда до 20) раз. При осеннем прорастании зигот спорофиты ослаблены, отмечается низкий темп прироста.

Часть зигот покоится и прорастает в другие сезоны, когда достигается определенный фотопериод. Таким образом, “сеголетки” разных размеров присутствуют с весны по осень, с постоянным максимумом в летний период. Очередное прорастание гаметофитов требует фотопериода не менее 10–12 кал.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СПОРОНОШЕНИЯ

Мы проводили измерения площадей сорусов у взрослых водорослей. За исследованный период (март–август 1977–1980 гг.) увеличивалась площадь соруса у всех представителей *L. digitata* и практически полностью сохранялись размеры спороносного слоя у *L. saccharina*. Нами выявлены средние величины, полученные по измерениям 10 растений, собранных в течение одного дня. Подсчеты проводили через каждые 4 дня – с 4 по 28 июля. За этот период у *L. saccharina* средние величины не меняются и значительно увеличиваются (до 5 раз) у *L. digitata*.

Вместе с тем анализ материала показал, что у *L. saccharina* размеры спороносной площади по отношению к общей площади листовой пластины в среднем больше 4,87%, чем у *L. digitata* (3,27%). Разброс значений у первого вида равен 6,01–9,66%, а у второго – 1,17–6,31%. Возможно, такие вариации размеров спороносной пластины связаны с тем, что у старых экземпляров она более заметна.

Полученный материал был использован нами для построения графика изменений средней массы соруса. Для него взят материал, собранный по 10 растениям (средние значения) через каждые 4 дня. Кривые приведенного выше графика имеют такой же характер, что и результаты, описывающие спороношение у ламинарий. В то же время амплитуда разброса кривой, показанной на рис. 27, для *L. saccharina* значительно меньше, чем амплитуда колебаний значений массы спороносного участка той же самой водоросли. У *L. digitata* это явление выражено слабее; полная зрелость наступает только на 3-м году жизни.

По результатам наших наблюдений в летние месяцы, масса *L. saccharina* в течение всего периода обследования водорослей превышает по величине массу соруса *L. digitata*. Средняя масса спороносной части листовой пластины *L. digitata* за указанный период составляет 11,78 г, в то время как у *L. saccharina* она равна 22,3 г, т. е. почти в 2 раза больше. Следует отметить, что исследованные *L. saccharina* имели большую массу всей листовой пластины и большую спороносную площадь, чем *L. digitata* (средний вес пластины соответственно равен 501,6 и 434,3 г). Вполне возможно, это соотношение могло измениться при другой массе пластины у ламинарий.

У представителей *L. saccharina* конфигурация и расположение спороносного участка по длине пластины оставались неизменными в течение всего срока наблюдений. У *L. digitata* эти показатели претерпевали плавные изменения. Первоначально вытянутые по длине листовой пластины спороносные участки постепенно сосредоточивались в верхней части листа. Одновременно увеличивалась сама спороносная площадь.

Особенности созревания спорангиев у изучаемых нами видов ламинарий также различаются (North, 1961; Neushul, Нахо, 1963; Возжинская, 1977; Макаров, 1978), созревание спор идет сверху вниз по пластине. Нами были сделаны серии поперечных срезов через листовые пластины собранных водорослей. В июле 1980 г. положение о существовании различных стадий зрелости (степени созревания) спорангиев на одной пластине в период активного спороношения водорослей не совсем подтвердилось, что связано с высокой активностью спороношения в этом году. Это положение верно для более раннего периода роста и развития ламинарий.

Практически по всей длине пластины наблюдались хорошо развитые зооспорангии. Срезы без спорангиев или со спорангиями, находившимися на ранних стадиях развития, встречаются крайне редко. Они локализируются преимущественно в нижней части спороносных участков, что вполне соответствует выводам перечисленных выше авторов о ступенчатости созревания спорангиев у ламинарий.

Небольшое количество незоспевших спорангиев свидетельствует, возможно, о быстром созревании спор. Это может быть обусловлено высоким уровнем солнечной радиации. Большая скорость созревания зооспорангиев подтверждается нашими наблюдениями. По направлению от вершины вниз заметно нарастает количество прорвавшегося эпидермиса листовой пластины под давлением выходящих зооспор. Это особенно заметно на *L. digitata*. Если у *L. saccharina* количество прорывов увеличивается незначительно, то у *L. digitata* эпидермис, прорванный в самой верхней части пластины, встречался только в первые дни обследования. Впоследствии активный выход зооспор и прорывы пластины преобладают по всей длине спороносного слоя. Выход спор у *L. digitata* был настолько активен, что уже к 22 июля 1980 г. растения с не полностью прорванным спороносным слоем встречались крайне редко.

РОСТ ПЛАСТИНЫ СПОРОФИТОВ

Данные по росту спорофита, его сезонному развитию получены на основании наблюдений на опытных площадках-плантациях в течение разных сезонов 1971–1979 гг. (Возжинская, 1974а, б, 1977а, б, 1982). Рост водорослей имеет сезонный характер, он начинается в феврале и завершается в конце вегетации, в ноябре. Затем наступает период постепенного увядания и относительного покоя. В последующие 2–4 года такой рост повторяется, но уже на более высоких уровнях длины и массы до последнего (4–7-го) года жизни, когда темп прироста снижается. Эти наблюдения подтверждаются и данными других исследователей (В. Кузнецов, 1960; Макаров, 1978, 1982; Терехова (Катаева), 1974).

С появлением солнца после полярной ночи, с первым проникновением его лучей под лед, в конце февраля – начале марта, отмечаются и первые признаки роста ламинарий, происходящие в основном за счет накоплений ассимилятов прошлого года (Willenbrink et al., 1975) и темновой фиксации углекислоты молодой пластиной.

В это время клетки зоны роста начинают усиленно делиться, отодвигая старую, прошлогоднюю пластину вверх. Молодая нижняя часть пластины резко отличается от верхней, более старой, по цвету, толщине, упругости:

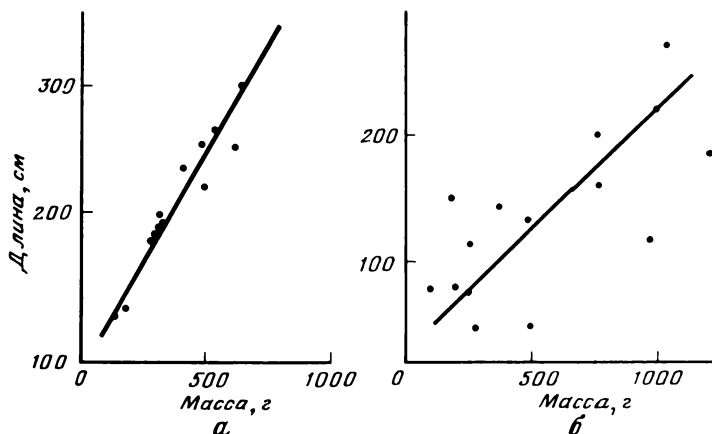


Рис. 23. Длина и масса у ламинарий
а – *L. digitata*; б – *L. saccharina*

она светлая, более тонкая и почти прозрачная. Старая пластина имеет отверстия – “оспины”, быстро распадается на фрагменты.

Рост пластины – интеркалярный, или вставочный, путем деления клеток меристемы, находящейся в основании пластины и самой верхней части стволика, называемой зоной роста. Нами установлено, что с гибелью или удалением этой части погибает все растение, не отрастая и не давая побегов. Восстановление ростом ежегодное, до окончания старения водоросли.

Рост ламинарий в условиях Белого моря находится в тесной зависимости от количества проникающей ФАР в воду, под лед, а также от наличия старой пластины, содержащей накопленные ассимилянты. С удалением пластины предыдущего года рост замедляется или прекращается (наши наблюдения, а также данные Luning, 1971, 1969; Mann, 1972). Темп роста молодой пластины уменьшается в несколько раз с удалением старой пластины.

Ламинарии начинают расти при радиации не ниже 10(15) кал, что является низким световым порогом их роста. Ниже этого предела радиации развития ламинарий не происходит. Это положение крайне важно для работ на будущих плантациях под водой. Низкий световой порог служит, вероятно, одним из главных факторов, ограничивающим распространение ламинарий и в глубину до 10–12 м. Влияние света в начале роста проследила и М. Кэйн (Kain, 1963, 1965) на другом виде ламинарий – *L. hyperborea*.

На рис. 23 приведена зависимость роста водорослей за 4 года наших наблюдений. Относительный прирост в длину происходит по закону экспоненты вида¹:

$$\frac{l_{\max}}{l} = A (e^{zt} - 1),$$

где l_{\max} – длина водоросли в июле; l – длина водоросли в t месяце; t –

¹ Данная формула выведена на основании многолетних наблюдений, промеров прироста водорослей и статистической обработки полученных данных, среди которых отмечается большой разброс из-за варьирования размеров водорослей.

Таблица 12
Сезонная структура популяции *L. digitata* (1973 г.)

Возраст, годы	Весна (IV-V)							
	Суммарная масса в популяциях (лето), г/м ²	Размеры об- щие, см	Толщи- на, мм	Ширина пластин, см	Масса, г	Число экз/м ²	%	Спороноше- ние
1	166,3	1-8	0,3	2,5	0,5-3,7	1-15	15	-
2	454,5	15	0,5	5	15-25	60-74	45	+
3	1291,1	65	0,7	7	175	7-16	30	+
4	1052,4	83	0,7	9	247-401	16-28	5	+
5	1117,6	126	0,8	11	320	19	5	+
6	1990,5	189	0,9	13	418	6	1	+
7	1540,0	240	1,0	13	531	3	1	+

Возраст, годы	Лето (VII-VIII)							
	Суммарная масса в популяциях (лето), г/м ²	Размеры, см	Ширина, см	Толщи- на, мм	Масса, г	Число экз/м ²	%	Спороноше- ние
1	166,3	8-15	4-7	1,3	16	90-200		-
2	454,5	82	13-18	2,1	167	116	20	+
3	1291,1	123-140	43	2,6	617-740	16-32	10-15	+
4	1052,4	144-211	61	2,8	699-758	16-20	5-10	+
5	1117,6	225	60	3,1	856	15	5	+
6	1990,5	256	71	4,2	909-1001	3-4	1	+
7	1540,0	308	61-75	5,1	1009-1300	1	1	+

Возраст, годы	Осень (IX-X)							
	Суммарная масса в популяциях (лето), г/м ²	Разме- ры, см	Ширина, см	Толщи- на, мм	Масса, г	Число экз/м ²	%	Спороно- шение
1	166,3	25	6		32	80	65	-
2	454,5	65	18-20	5	135	32	25	+
3	1291,1	136	59	5	307	16-20	10	+
4	1052,4	196	63	5	610-750	16	5	+
5	1117,6	215	55-70	7	850	5	5	+
6	1990,5	250	75	6	1050	2	1	+
7	1540,0	264	78	8	1171	1	-	-

Таблица 12 (окончание)

Возраст, годы	Зима (XI—III)					
	Суммарная масса в популяциях (лето), г/м ²	Размеры		Масса, г	Число экз/м ²	Спороношение
		<i>l</i>	<i>d</i>			
1	166,3	20	4	30	80(50)	
2	454,5	35	16	124	25	+
3	1291,1	101	50	401	16	+
4	1052,4	125	52	451	12	+
5	1117,6	190	50	838	4	+
6	1990,5	204	65	964	1	+
7	1540,0	—	—	—	—	—

порядковый номер месяца года, A — начало отсчета; постоянный коэффициент = 0,22; $(e^{0,28t} - 1)$, z — коэффициент, означающий глубину (1, 2, 3, ..., 12 м); 0,28 — коэффициент наклона кривой чистого прироста на графиках.

В начале роста ранней весной у ламинарий наблюдается низкая масса, невысока и скорость роста. Удельная скорость роста, соотношение длины и массы, а также биомассы, т. е. важнейший показатель жизнедеятельности растения, также незначительны (табл. 12).

Новые участки слоевища ламинарий весьма тонкие, со слабой окраской из-за малого количества пигментов. Общая масса растений меньше, чем в ранние месяцы (февраль—март). Это связано с дальнейшим разрушением старой пластины. Масса молодой пластины еще небольшая (см. рис. 23).

Рост *L. digitata* характеризуется более высоким темпом, чем *L. saccharina*. К маю первая вырастает до половины своей максимальной длины на всех уровнях пояса ламинарий. В конце мая—июне после таяния льда наступает полярный день, увеличивается фотопериод. Наряду с продолжением интенсивного роста в длину у ламинарий происходит и заметное увеличение массы. Однако темп увеличения массы пока ниже темпа роста в 2—3 раза. Изменение подводной солнечной радиации после таяния льда, высокое содержание биогенных элементов, положительная температура воды — все это сказывается благоприятно на развитии зарослей ламинарий и их бурном росте. У обоих видов выравнивается скорость роста.

В конце июня—июле, несмотря на некоторое замедление темпа роста, масса все еще возрастает; слоевище постепенно "полнеет" за счет отлагающихся продуктов накопления. К периоду размножения резко падает скорость роста, хотя растения еще набирают в массе к началу августа. Из рис. 24 видно, что максимальные длина и масса водорослей *L. saccharina* и *L. digitata* приходятся на конец июля—начало августа, причем оба максимума последовательны и не совпадают во времени, разница составляет

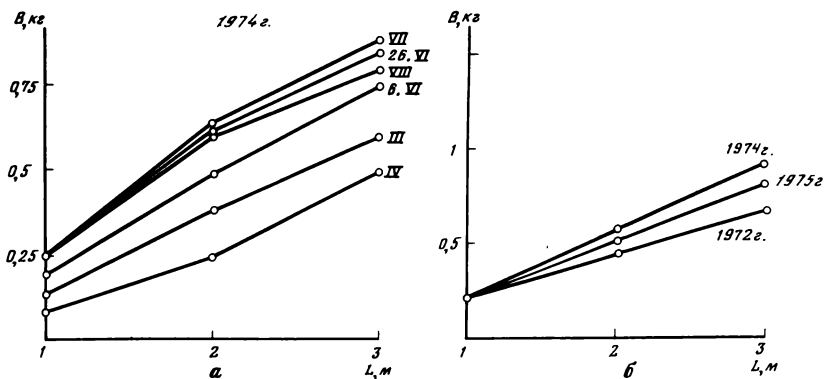


Рис. 24. Длина и масса слоевища ламинарий

а – весной и летом 1974 г.; б – прирост длины и массы *L. saccharina* в разные годы (1972–1975)

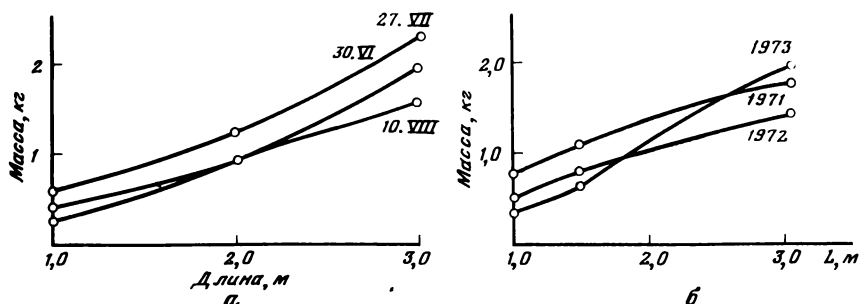


Рис. 25. Длина и масса слоевищ ламинарий *L. digitata*

а – июнь–август 1974 г.; б – июль 1971–1973 гг.

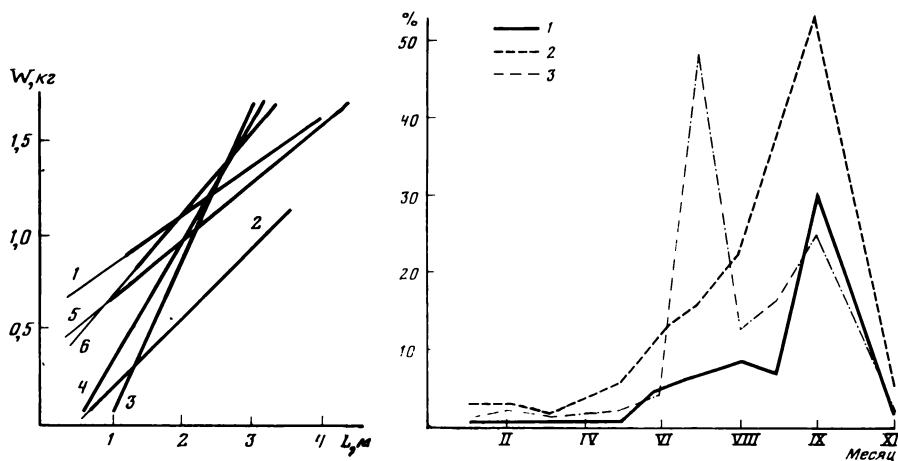


Рис. 26. Зависимость массы (W) и длины (L) пластины у *L. digitata* от возраста

1–6 – годы жизни

Рис. 27. Количество спорозонных экземпляров *L. saccharina* в зависимости от сезона и возраста

1 – 1978 г.; 2 – 1979 г.; 3 – 1980 г.

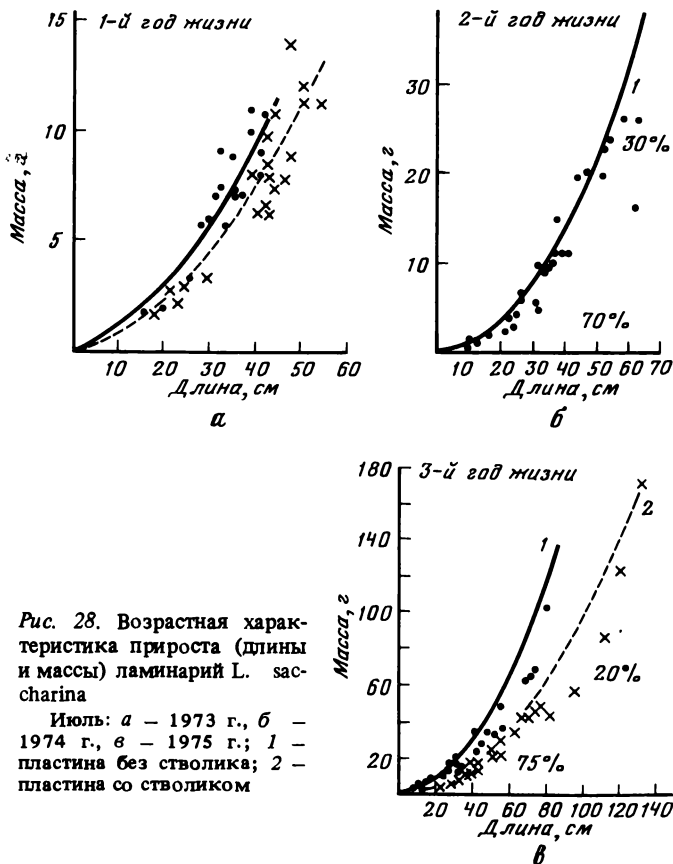


Рис. 28. Возрастная характеристика прироста (длины и массы) ламинарий *L. saccharina*

Июль: а — 1973 г., б — 1974 г., в — 1975 г.; 1 — пластина без стволика; 2 — пластина со стволиком

2–3 недели. Август — пора зрелости, когда растения достигают "пика" в своем росте, развитии и накоплении массы (рис. 25–26).

В июле–августе начинается уменьшение массы за счет наступления периода размножения и происшедшего вследствие этого разрушения верхушек пластины. Суммарный рост становится отрицательным. Уменьшение массы, отмирание пластины после начала спороношения в верхней части может составить до 25% массы за 15 дней. Постепенное разрушение превалирует над ростом. Оно продолжается до весны–лета следующего года. У *L. digitata* редко наблюдаются остатки старой пластины, срок ее присутствия менее года (9–10 месяцев). У *L. saccharina* остатки старой пластины иногда сохраняются до 2-х лет (в виде исключения). Они легко отличаются от пластины данного года наличием "перетяжки" на границе пластин разного возраста, а также по консистенции: у прошлогодних более рыхлая ткань, чем у пластин данного года. Пластины прошлых лет не растут в длину и не имеют живых зооспор. Остатки срединной спорогенной ткани с пустыми спорангиями изредка обнаруживаются летом. Эти участки рыхлые, как губка, в многочисленных порах.

К ноябрю остается сильно укороченная часть пластины: всего 20–25%

от максимальной длины летнего периода. Она еще довольно плотная и в 3–4 раза толще, чем летняя.

Зимой, подо льдом, в некоторых участках побережья можно наблюдать и сброшенные большие пластины, лежащие отдельно от стволиков и ризоидов (Д. Астахов, А. Арсенев, В. Артемьев – устные сообщения по результатам подводных наблюдений). К весне, с началом роста новой пластины, остатки старой, потерявшие тургор и ставшие мертвыми, повисают верхушечными частями вниз.

ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ПРОДУКЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК СПОРОФИТОВ

В 1973–1975 гг. в районе Соловецкого архипелага и Великой Салмы мы заложили площадки-плантации с окольцованными спорофитами (рис. 28, 30) и контрольные площадки, где все растения (с 0,5 м × 0,5 м) ежегодно выбирались на глубине 2,5 и 5 м. В последующие годы (1974–1978) промеры отмеченных растений проводили регулярно 2–3 раза в год. Выявлена возрастная структура ламинарий.

РОСТ ПЕРВОГОДКОВ-СЕГОЛЕТКОВ (ВОЗРАСТ 1+) ЛАМИНАРИЙ

Нами и В.Н. Макаровым (1982) выявлено, что гаметофиты ламинарии в условиях Белого моря развиваются при температуре воды 5–10(15)°. Ниже (2–3°) и выше (15–18°) этих пределов температуры развитие гаметофитов происходит крайне редко и в замедленном темпе. Первогодние спорофиты встречаются в течение всего года, но с массовым развитием именно летом (Возжинская, 1977). К осени в популяции ламинарии имеются первогодки-спорофиты как зимне-весенних гаметофитов, появившихся от пластины прошлого года, так и от летних гаметофитов, появившихся в результате ускоренного в полярный день летнего жизненного цикла от пластины данного года, где созрели первые споры.

Ускорение цикла развития под воздействием непрерывного освещения крайне важно при культивировании *Laminaria* (морской капусты).

Независимо от времени прорастания в году все молодые спорофиты к осени вырастают до 20–45 см при массе 2–9 г. Наблюдаются и отдельные спорофиты длиной до 50 см и массой до 13 г. Характерно, что летние гаметофиты и спорофиты более жизнестойки по сравнению с зимне-весенними. Зооспоры от летнего размножения в воде быстрее оседают и прорастают по сравнению с зооспорами других сезонов. Вероятно, меньшая вязкость теплой воды по сравнению с холодной, где медленнее оседают зооспоры, способствует ускоренному развитию зооспор летнего выхода.

Если взять за основу дальнейших расчетов, что спорофит длиной 1 см имеет массу 0,1 г, согласно нашим наблюдениям, то коэффициент прироста массы P/M на первом году жизни составит 0–60(130). Спорофиты размером меньше 1 см под водой почти невозможно измерить точно, ошибка с их промерами в сложных подводных условиях оказывается большой. Уцелевшие в этот неблагоприятный осенне-зимний период спорофиты обычно не сбрасывают пластину, сохраняющую накопленные за первый год ассимилянты, которые необходимы для начала роста в следующем

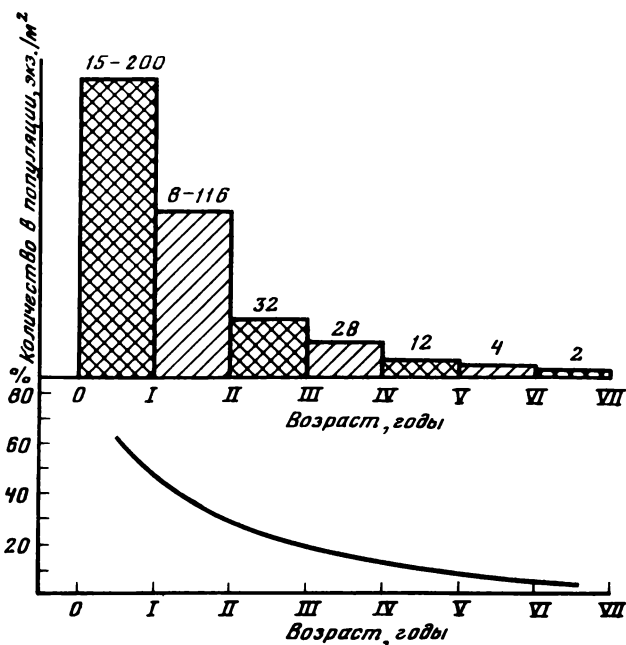


Рис. 29. Возрастная характеристика численности *Laminaria digitata*
 Количество экземпляров рассчитано из 100 площадок (1 × 1 м) в Кандалакшском и Онежском заливах

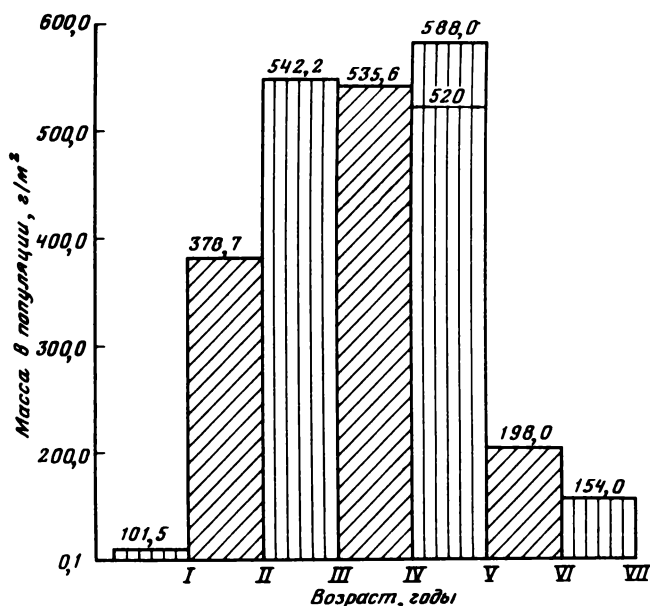


Рис. 30. Возрастная структура массы *L. digitata* по данным 30 площадок (1 × 1 м) в Великой Салме (1965-1971 гг.)

году. Рост у перезимовавших спорофитов идет дружно, в конце апреля они достигают 20–70 см при массе 5–30 г. Каждые 10 см такого спорофита имеют массу уже 1 г, и P/M в апреле равен 30.

В конце июля эти растения достигают длины 80–200 см, составляют 30 и 70% соответственно от числа всех растений. Спорофиты относительно малых размеров, не мешают росту друг друга. Их масса составляет 150–350 г. За основу вычисления коэффициента P/M этих 2-летних растений к концу вегетации взяты показатели начала их вегетации, когда растение имеет длину 25–30 см и массу 5 г (средние показатели). Тогда P/M в конце вегетации составит 30–40.

К осени у двухлетков происходит первый высев зооспор, в связи с чем верхняя часть пластины сильно ветшает и разрушается, осенне-зимние шторма ускоряют разрушение.

Следующей весной основная масса (75%) спорофитов имеет в длину 20–90 см (с остатками старой пластины) при массе 10–50 г. К концу июля – началу августа спорофиты третьего года жизни выросли до 140–220 см, их масса – 200–450 г. За основу вычисления P/M -коэффициента данного года жизни взяты спорофиты, масса которых в начале вегетации 30 г (в среднем). Тогда P/M трехлетков равен $7-8 \left(\frac{200-450}{30} \right)$.

На 2-м и 3-м годах жизни у спорофита развивается довольно мощный ствол, способный удержать крупные пластины на сильном течении, в прилив и отлив. Наблюдаются изменения и среди популяции: с возрастом происходит четкое разделение на три группы: наиболее крупных спорофитов, средних размеров и мелких спорофитов. Последние обычно погибают осенью.

Следующий, 4-й, год жизни спорофит встречает достаточно крепким, обычно здоровым растением, перенесшим 2–3 зимы и довольно прочно занимающим свое место в общих зарослях ламинарий. Весной, в конце апреля, длина спорофита составляет 110–170 см, масса – 100–400 г. Летом, в июле, эти же спорофиты достигают 225–410 см длины, масса – 180–626 г.

За основу вычисления коэффициента P/M спорофиты 4-го года жизни взяты растения, масса которых в начале вегетации 150 г, длина 120 см (средние данные). Тогда коэффициент P/M равен 1,25–2,9.

На 5-м году жизни спорофиты в начале вегетации сохраняют внешний мощный облик, однако в конце лета происходит быстрое обветшание слоевища и его общее старение, заканчивающееся обычно естественным отрывом ото дна и выбросом на берег. Пластина таких спорофитов достигает 220–315 (515) см длины и 225–510 г массы (в конце июля – августе). За исходную массу начала вегетации взяты параметры спорофита: масса 200 г и длина 130 см (февраль–март), коэффициент P/M у спорофитов 5-леток равен $1,1-1,05 \left(\frac{225-510}{200} \right)$.

Значительно изменяется численность спорофитов и по возрастным категориям. Число спорофитов за пятилетний период сокращается с 70–90 до 3–5% в популяции, начиная от сеголетков до 4–5-летних экземпляров.

С возрастом уменьшается коэффициент P/M и продукционные способности макрофита по сравнению с первым годом жизни падают в несколько десятков раз.

Наиболее значительный вклад в продукцию всей популяции ламинарии вносят спорофиты 2–3-го годов жизни, несмотря на высокий продукционный уровень сеголетков. Размеры последних слишком малы и велик процент их гибели в конце вегетационного сезона. Мала продукция и 5-леток, так как спорофиты этого возраста малочисленны в популяции.

Аналогичные данные получены для продукционных характеристик и на опытных плантациях *L. digitata*. Плантации расположены на глубине 3–6 м в районе Великой Салмы, Калгалакши и Малой Муксалмы. Спорофиты 1-го года жизни *L. digitata* также были окольцованы, дальнейшие промеры велись 2–3 (4) раза в год начиная с 1971 г.

Судя по результатам анализа данных, оба вида ламинарий различаются не только по морфометрическим, но и продукционным категориям спорофитов одного и того же возраста. Разными оказываются данные по спорофитам в начале вегетации того и другого видов, неодинаковы коэффициенты (P/M) растений одного возраста у обоих видов.

Возрастная изменчивость всех показателей одинакова у *L. saccharina* и *L. digitata*. Это сходство проявляется в уменьшении коэффициента P/M в зависимости от возраста спорофита, уменьшении числа спорофитов в популяции в зависимости от их возраста, ведущей роли в общей массе популяции и продукции макрофитов среднего возраста.

Эти особенности структуры популяции обоих видов отмечаются не только на выбранных нами плантациях. Почти аналогичные характеристики с незначительными отклонениями наблюдаются во всех местах, где распространены заросли ламинарии. Имеют место и варианты структуры популяции. Они зависят от экологических и гидрологических условий обитания, могущих повлиять на сроки вегетации и выживания спорофита того или другого видов ламинарии.

ФУКУСОВЫЕ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Согласно литературным (Е. Зинова, 1928; А. Зинова, 1953; В. Кузнецов, 1960, 1962; Ю. Петров, 1965, 1967; Колеватова, 1963; Катаева, 1974; Коренников, 1974) и нашим данным (Возжинская, 1971, 1974а, б 1980), в прибрежных водах Белого моря растут 5 видов фукоидов: *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis – аскофиллум узловатый; *Pelvetia canaliculata* (L.) Dene et Thur. – пельвеция желобчатая; *Fucus distichus* L. – фукус двусторонний; *F. vesiculosus* L. – фукус пузырчатый; *F. serratus* L. – фукус зубчатый.

Все эти виды являются поясообразующими формами верхней части фитали. Обитание фукусов, обычно литоральных форм, в сублиторали – одна из замечательных особенностей водорослевого покрова побережья Белого моря.

Описание биологических особенностей фукоидов дается в порядке их вертикального распределения: *Pelvetia canaliculata* (ванны, супралитораль,

верхняя литораль), *Fucus distichus* (ванны, средняя литораль), *Fucus vesiculosus* (средняя, нижняя литораль), *Ascophyllum nodosum* (нижняя литораль, у нуля глубин), *Fucus serratus* (на границе литорали и сублиторали, до 0,7 м ниже нуля глубин), *Fucus vesiculosus* f. *giganteus* (в верхней сублиторали).

ПОР. FUCALES, СЕМ. FUCACEAE

Pelvetia canaliculata (L.) Dene et Thur.

Fucus canaliculatus L. Syst. Nat. 1767, V, p. 716. А. Зинова. Определитель бурых водорослей северных морей СССР, 1953, с. 180; Exsicc.: *Fucus canaliculatus* in Areschoug. Alg. Scand. 1845, N 202.

Pelvetia canaliculata в Белом море не достигает значительных размеров: ее кустики 0,8–7,5 см высоты (максимум 12 см). Слоевище светло-желтого цвета с желобком посредине. Проростки 0,8–1,5 см, лепешкообразной формы. Рецептакулы округло-яйцевидной формы, размеры от 1,5 × 4 до 2 × 6 мм. Обитает на скалах, в расщелинах прогреваемых мест. Встречается только в Кандалакшском и Онежском заливах.

Обитание пельвеции у самых верхних границ фукоидного пояса в зоне, где раньше всего сходит лед, где максимальна продолжительность осушки, где сильнее всего сказываются первые заморозки, обуславливает сокращение сроков вегетации пельвеции по сравнению с другими фукоидами. Отмечается ускорение сроков закладки рецептакулов, роста слоевища пельвеции, ярковыраженное к раннему лету, как первой из фукоидов, освобождающей ото льда.

Более быстрый темп роста и развития позволяет пельвеции за укороченный вегетационный сезон полностью закончить свой рост и размножение.

Плотность зарослей пельвеции — до 60 особей на 1/10 м², биомасса — 78–480 г/м².

Fucus distichus L.

Linneus. Syst. nat., 1769, T. 2. P. 716. Е. Зинова. Водоросли Мурмана, 1914, т. 2, с. 303; А. Зинова. Определитель бурых водорослей северных морей СССР, 1953, с. 191; Ю. Петров. *Fucus distichus* L. smend Powell и *F. evanescens* C. Ag. Нов. сист. низших раст., 1965, с. 64; В. Возжинская. Беломорские фукоиды, распределение, биология, продуктивность, 1971, с. 173.

Полиморфный вид. Согласно номенклатуре, предложенной Ю.Е. Петровым (1965), в Белом море обитают три формы этого вида: f. *distichus*, f. *edentatus* и f. *latifrons*.

В литорали защищенных участков побережья Белого моря f. *edentatus* и f. *latifrons* растут попеременно и даже в поясе *Fucus vesiculosus*.

Эти формы резко различаются внешне, однако объединяет их удлинено-веретеновидная форма рецептакулов.

F. distichus f. *distichus* — мелкие (5–20 см) кустики, обычно темно-оливкового цвета, с более светлой окраской у вершины, тонкие, до 3 мм ширины (старое видовое название — *filiformis*, т.е. нитевидный); на талломе выделяется одна жилка, листовидная часть слабо развита. Тонкая листовидная часть слоевища, расположенная по обе стороны от жилки, ежегодно

разрушается к концу вегетации. Только в основании рецептакулов имеется небольшая (до 3 мм в ширину) листовидная часть. Рецептакулы 2 × 8 мм, с игольчатой вершиной.

Обитает в ваннах (карликовые формы) и в верхней литорали (более крупные растения). Биомасса — от 50 до 300 г/м².

F. distichus f. edentatus — кусты до 35 см, от светло-оливкового до светло-коричневого цвета, ширина жилки — до 2,5 мм, листовидная часть прослеживается у взрослых форм только в верхней части куста, ширина его до 0,5 см, рецептакулы обильные, закладываются с осени, к весне становятся наиболее крупными по сравнению с остальными фукоидами, созревают летом (июль—август), опадают постепенно, до осени. Растет в нижней литорали, на границе литорали и сублиторали в ассоциации с другими фукоидами. Биомасса — до 3200 г/м².

F. distichus f. latifrons — кусты до 65 см высоты, с обильными криптостомами, темно-оливкового цвета; жилковая ("черешковая") часть до 3 мм ширины, листовидная — 1–1,3 см шириной (с каждой стороны жилки). У вершин слоевищ имеются вздутия, иногда парные или тройные, наполненные газом. Весной эти вздутия тонкие, просвечивающие, округлой формы. К лету вздутия удлиняются, приобретают овальную форму, стенки их утолщаются. К этому времени развиваются и созревают рецептакулы. Назначение вздутий — поддерживать в воде в вертикальном положении тяжелые слоевища. В отлив обсохшие пузыри при сильном давлении с треском лопаются. К осени, после сброса рецептакулов, вздутия несколько опадают. Исчезают они лишь зимой, иногда сохраняются в небольшом количестве до следующей весны; к весне закладываются новые.

Рецептакулы верхушечные, плоские, остроконечные, слизистые, парные или одиночные, летом вздутые; сброс происходит в июле—августе. К осени сохраняется небольшое число полых рецептакулов.

Образует самостоятельные ассоциации в литорали, встречается также в ассоциации *Fucus vesiculosus*. Биомасса — от 0,8 до 5,8 кг/м².

Fucus vesiculosus L. (рис. 31)

Linneus. Spec. plant., 1753. P. 1158. А. Зинова. Определитель бурых водорослей северных морей СССР, 1953. С. 198; В. Возжинская. Беломорские фукоиды, распределение, биология, продуктивность, 1971. С. 172; Exsicc.: Phyc. Bor. Amer., N 577.

Кусты от 10 см (по краям зарослей) до 80 см (в середине зарослей), оливкового цвета, черешковая часть до 3 мм ширины, листовидная — до 7 мм ширины. Ветвление обильное, дихотомическое. В начале каждого разветвления имеется пара пузырей, появляющаяся на 2–3-м году жизни и сохраняющаяся всю жизнь. По ним часто рассчитывают возраст. Наибольшее количество пузырей у самых долголетних растений (*f. racemosus* Kjellm.) наблюдается в защищенных местах Белого моря.

Закладка новых пузырей (обычно парных) и рецептакулов происходит строго раз в году — весной (в апреле). Осенний закладки мы ни разу не наблюдали. Пузыри и рецептакулы весной мелкие, на разных вегетативных и генеративных ветвях. Рецептакулы летом крупные, тяжелые, овально-яйцевидные; укрупняются и пузыри, все слоевище тяжелеет, поэтому нередко наполняется газом.

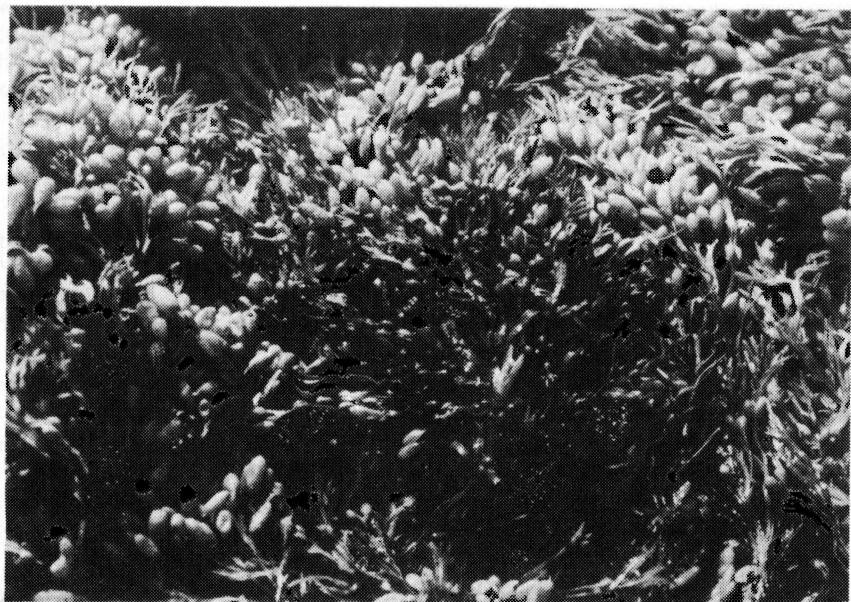


Рис. 31. Фукус (*Fucus vesiculosus*) – литоральная форма в Онежском заливе

В июле–августе происходит интенсивный сброс рецептакулов, продолжающийся в сентябре, реже до октября. Осенью на кустах еще сохраняются отдельные полые рецептакулы (около 10% по сравнению с летом), уменьшаются в объеме пузыри.

F. vesiculosus является господствующей формой литорали Беломорья, наиболее густые его заросли отмечаются в средней литорали. Биомасса в зарослях – 3,3–8,8 кг/м² (средняя 6 кг/м²), максимальная – более 10 кг/м².

Fucus vesiculosus f. *giganteus* (f. nov.) V. Vozh. – крупные разветвленные кусты, достигающие 1,5 (1,8) м длины, обильно разветвленные, довольно хрупкие в более старых участках слоевища, темно-коричневого цвета, за исключением верхних более светлых молодых участков слоевища. Черешковая часть 3–5 мм ширины, листовидная – 17–20 мм. Ширина слоевища до 31–40 мм, оказываясь, как и длина водоросли, наибольшей среди фукоидов Белого моря, возможно, и северной Атлантики.

Как типичный *F. vesiculosus* имеет парные пузыри, расположенные в основании разветвлений. Часто пузыри тройные; характерно образование "тройников" – разделение верхушек ветвей на три доли, каждая с жилкой и пузырями. Пузыри крупные, от 5 мм до 1 см, наполненные газом, постоянные. Закладка рецептакулов и пузырей происходит в мае, рецептакулы созревают к концу июня – началу июля, в середине августа – сентябре выходят гаметы, большинство рецептакулов сбрасывается, за исключением отдельных, полуразрушенных и сохраняющихся до весны.

Эта форма, описываемая нами впервые, не привлекала ранее внимания исследователей, несмотря на ее внешний облик и действительно гигантские

среди фукоидов Севера размеры и довольно обширные заросли в Белом море. Она растет только в сублиторали, от 1 до 4 м глубины, образуя ассоциацию, входящую в ассоциацию ламинарий (Кандалакшский залив), образует самостоятельные заросли (Онежский залив, Соловецкий архипелаг). Кусты фукуса отчетливо видны под водой с поверхности: огромные вертикально стоящие талломы выделяются, подобно солдатам на часах. Биомасса 0,4 (6,5) кг/м² (максимальная — 74,2 кг/м²). Приводится в одной из наших работ (Возжинская, 1970) как *F. "inflatus"*.

Ascophyllum nodosum (L.) Le Jolis (рис. 32)

Le Jolis. List. alg. mar. Cherb., 1863. P. 96. А. Зинова. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. 1953. С. 179. В. Возжинская. Беломорские фукоиды, распространение, биология, продуктивность, 1971. С. 178; Exsicc.: Areschoug. Alg. Scand., N 51; Phyc. Bor. Amer., N XV.

У *Ascophyllum nodosum* кусты разветвленные в виде плетей до 1,5 м длины, темно- и светло-оливкового цвета (в нижней и верхней частях слоевища соответственно). По всему слоевищу располагаются воздушные пузырьки, наполненные газом: особо крупные пузырьки, как и сами растения, наблюдаются в защищенных местах в районе Онежского залива; в прибойных местах — кусты мелкие, почти без пузырьков. Пузырьки закладываются дважды: весной (в апреле) и летом (в июне).

Закладка рецептакулов происходит один раз в году в июне—июле; она начинается еще до сброса созревших рецептакулов на молодых частях таллома и после сброса на старых частях. Рецептакулы закладываются в виде черешков, на вершине которых развиваются к октябрю вздутая размером с булавоочную головку. Весной (апрель—май) рецептакулы увеличиваются в 2 раза, приобретают форму лепешек, на которых видны бугорки будущих скафидий. Летом (июнь—июль) рецептакулы созревают, увеличиваясь в 10—15 раз в объеме и в 2—3 раза в длину. Их сбрасывание происходит почти одновременно в конце июня — начале июля сразу после выхода гамет, ярко-желтые виноградоподобные рецептакулы усеивают весь берег. На слоевище остаются "пеньки" от опавших рецептакулов. В неблагоприятные для роста и развития сезоны (например, летом 1966, 1969 гг.) сброс рецептакулов может задерживаться до середины августа.

Средняя биомасса — 8 кг/м³; максимальная биомасса в наших сборах составляла 34 кг/м²; по литературным сведениям (В. Кузнецов, 1960) она может достигать 60 кг/м². Ассоциация аскофиллума располагается обычно ниже ассоциации *F. vesiculosus* в нижней литорали и верхней сублиторали, иногда они образуют смешанные заросли, с преобладанием аскофиллума по направлению к границе литорали и сублиторали. После фукуса — вторая доминирующая форма в осушной полосе.

Fucus serratus L.

Linneus. Spec. plant., 1753. P. 1158. А. Зинова. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. 1953. С. 206; Exsicc.: Areschoug. Alg. Scand., N 55; Phyc. Bor. Amer., N XCV.

У *Fucus serratus* кусты крупные, разветвленные, до 80 см длины; ширина черешковой части — 3 мм, листовидная с зубчатым краем — 1,3 см, мно-

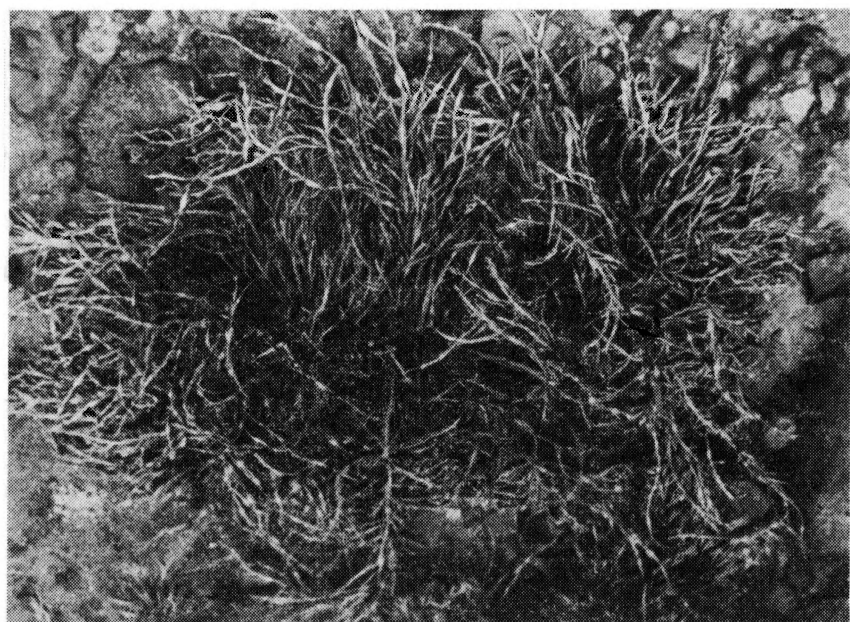
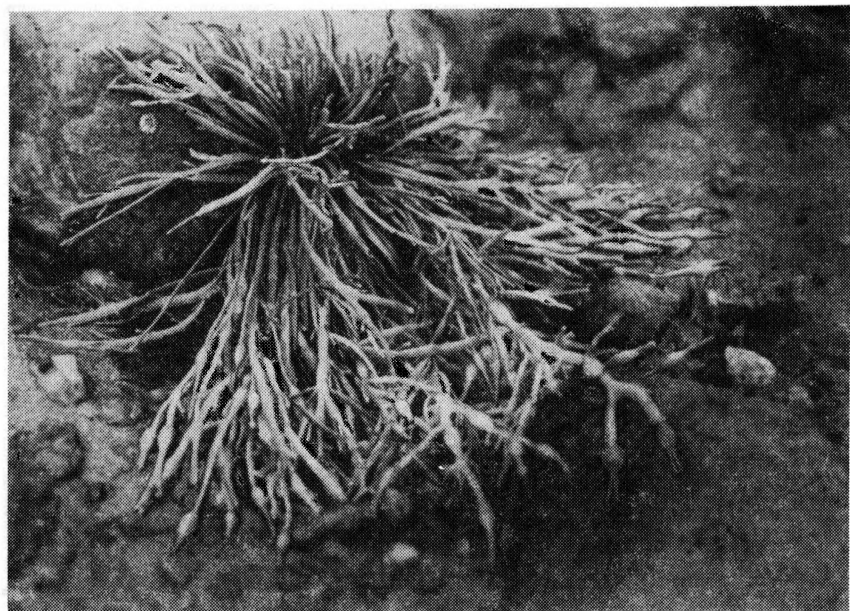


Рис. 32. Заросли *Ascophyllum nodosum* в осушной зоне, Карельский берег, весна 1975 г.

го криптостом, рассеянных по всему слоевищу, пузырей нет; рецептакулы верхушечные, заостренные, уплощенные, одиночные или парные, являющиеся прямым продолжением слоевища.

Весной растение лишено рецептакул, лишь изредка сохраняются прошлогодние, рыжеватые, полуразвалившиеся. Гаметы в скафидиях созревают в конце лета, рецептакулы при этом вздуваются. Сроки их созревания растянуты, наступают поздним летом — ранней осенью. Зимой и весной встречаются слоевища со старыми рецептакулами.

Растет на границе литорали и верхней сублиторали, образуя (до 30–40 см по вертикали) разреженные заросли с биомассой 3–4 кг/м².

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ, РОСТ, РАЗМНОЖЕНИЕ, ПРОДУКЦИЯ, ЧИСЛЕННОСТЬ

Особенности развития фукоидов выявлены по нашим многолетним наблюдениям. Некоторые из них отмечались и другими исследователями североатлантических фукоидов (Е. Зинова, 1914; Тиховская, 1948, 1955; В. Кузнецов, 1960; Гемп, 1963; Колеватова, 1963; Петров, 1965; Дробышев, 1972; Терехова, 1972; Терехова-Катаева, 1974; Толстикова, 1974, 1980; Printz, 1955, 1969; Moss, 1964). У фукоидов, как и у других водорослей Севера, проявляется сезонной периодизм не только в росте и развитии фукоидов, но и в колебаниях биомассы и продукции (см. гл. IV).

Рост слоевища начинается в марте—апреле. В процессе линейного роста слоевища намечаются два разновершинных "пика". Как видно из рис. 33, наибольший темп роста у фукоидов приходится на позднюю весну и раннее лето, затем в период выхода гамет и сброса рецептакулов рост несколько приостанавливается. Растение проходит сложный и важный этап размножения. Ростовые процессы пока замедляются, но все же продолжают до осени. Зимой, полярной ночью, прироста не наблюдается.

Линейный прирост можно разделить на два этапа: первый — до созревания гамет, второй — после их высева из скафидий. Этапы роста сказываются на различных длинах разветвлений у фукусов, у пельвеции и на числе пузырей у аскофиллума в течение года. Более детально эти явления роста были прослежены О.В. Максимовой (1980).

Данные прироста фукоидов за вегетационный период представлены в табл. 13 и на рис. 33. Линейный прирост не только неодинаков по сезонам, но и различается в относительных единицах у разных видов фукоидов: наибольший темп прироста характерен для *F. vesiculosus*, особенно для его гигантской формы: до 18,5 см на сезон. Если рассматривать прирост по биологическим сезонам, считая у фукоидов за начало весеннего развития апрель—май, т.е. период с начала таяния льда, то распределение прироста будет выглядеть следующим образом: весной — к середине лета — к осени у *F. distichus*: 0,5–0,8; 5,5–10; 0,5–1 см; у *F. vesiculosus*: 0,8–1; 3,6–8,3; 0,3–0,5 см; у *Ascophyllum*: 3; 6,5–8,1; 2 см; у *F. serratus*: 0,15; 2–3,5; 1,5–2 см. Видно, что прирост в зависимости от возраста составит от 25 до 200% первоначальной длины.

Новая масса слоевища в популяции образуется ежегодно как за счет верхушечного роста новых ветвей (вегетационных и генеративных), рецептакулов и пузырей, так и новых проростков. Возобновление зарослей

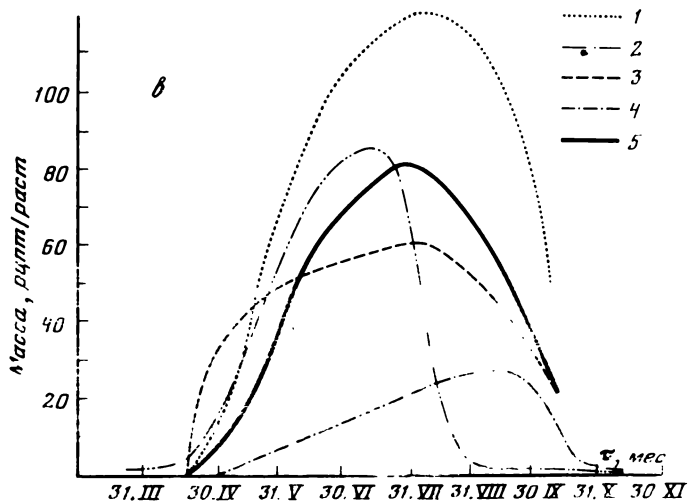
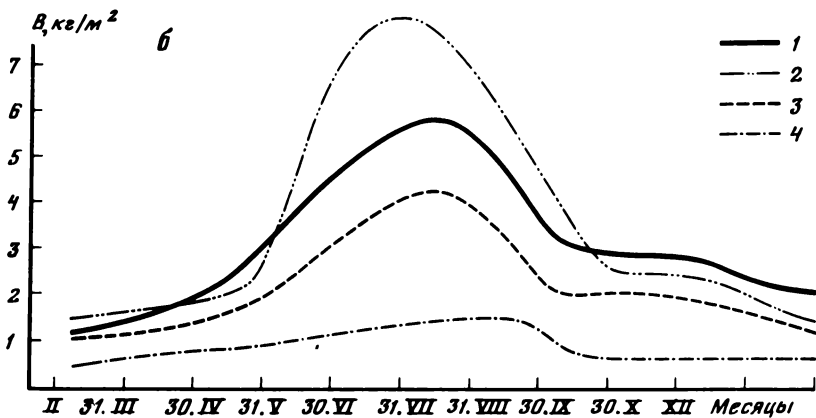
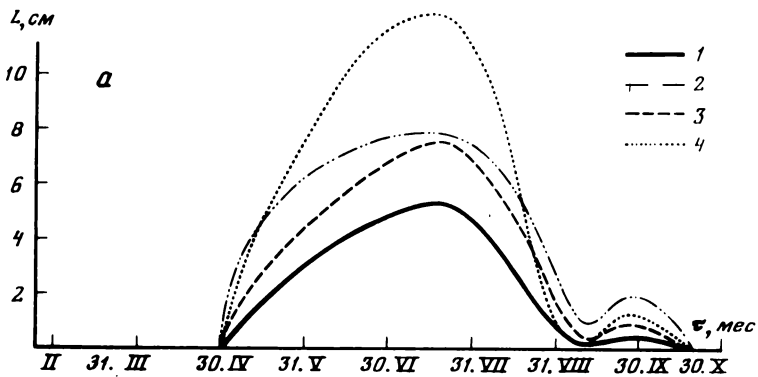


Рис. 33. Сезонная динамика продукционных характеристик фукоидов
 а — длины слоевища; б — массы слоевища, в — массы реценгакулов по отношению к массе таллома
 1 — *Fucus vesiculosus*; 2 — *Ascophyllum nodosum*; 3 — *F. distichus*; 4 — *F. serratus*
 5 — *F. vesiculosus f. giganteus*

ростом, начало развития пузырей, ветвей и рецептакулов почти у всех фукусов отмечается весной; у аскофиллума и *F. distichus* — летом и осенью закладываются новые пузыри и рецептакулы. Наиболее интенсивное развитие и рост (рецептакулов, пузырей и всего слоевища) приходится на конец весны — июнь. Летом рецептакулы увеличиваются почти в 3—5 раз у *Ascophyllum*, в 9 раз — у *F. vesiculosus*, в 2—3 раза — у *F. distichus* (см. табл. 13, рис. 33). Этот процесс замедлен у *F. serratus*. Масса рецептакулов фукоидов может составлять 80—85% у *F. vesiculosus*, 50—61% — у *F. distichus*, 27—30% — у *F. serratus*, 66—84% — у *Ascophyllum* (в % от массы всего слоевища).

Размножение. Половозрелыми растения становятся с 3—4-летнего возраста, когда у них развиваются рецептакулы на генеративных ветвях, разрушающихся после спороношения. У аскофиллума рецептакулы опадают сразу после выхода гамет, у остальных фукусовых — постепенно.

Число рецептакулов колеблется в зависимости от возраста растений. Характерны сезонные изменения соотношения массы рецептакулов и всего слоевища (табл. 13). Масса рецептакулов (в период весна—лето—осень) составляет у *Fucus distichus*: 37—59—22,1%; у *F. vesiculosus* — 7,5—80—18%; у *f. giganteus* — 11—118—50%; у *F. serratus* — 1,6—27—14%; у *Ascophyllum* — 2,5—84—0,9% соответственно от массы остального слоевища. На одно взрослое растение может приходиться от 56 до 525 рецептакулов в зависимости от вида.

По нашим наблюдениям, закладка, созревание, выход гамет и сброс рецептакулов у разных видов регулируются различной температурой и зависят от вертикального распределения фукоидов в осушной зоне.

Раньше других созревают половые продукты у аскофиллума. Затем быстро сбрасываются рецептакулы. Спустя 1—2 недели этот процесс происходит у *F. vesiculosus*, затем у *F. distichus* и *F. serratus*. Для последнего вида характерна затянутость созревания и высева гамет — до сентября. Рецептакулы также долго не отделяются от слоевища.

Биологический смысл таких последовательных сроков созревания и выхода гамет у разных видов состоит в том, что при преобладании в воде гамет одного вида создается минимум конкуренции среди фукоидов.

Первые заметные проростки появляются спустя 2—3 недели после высева гамет. Новые проростки (сеголетки) фукоидов присутствуют в зарослях постоянно, но их количество в популяции изменяется по сезонам: минимальное — в зимне-ранневесенний период, максимальное — в позднелетний. Выявляется два пика их появления (Максимова, 1980; Толстикова, 1980).

Появление новых проростков, более светлых, чем взрослые растения, хорошо заметно к концу лета. Они образуют массовые скученные щетковидные обрастания, преимущественно на камнях, плотно к ним прилегающая и обволакивающая общей разросшейся подошвой. За летне-осенний сезон проростки достигают 2—3 см. Глубокой осенью и зимой погибает большая часть молодых слоевищ.

Возрастная структура популяции фукусовых, как и у ламинарий, довольно устойчива: преобладают мелкие "сеголетки" — по численности, доминируют крупные взрослые формы — по массе (рис. 34).

Численность фукусовых довольно трудно определить из-за общей подошвы, которая может объединять несколько десятков вертикальных слоевищ.

Таблица 13

Сезонное соотношение массы растения и рецептакулов (г) на одно растение

Вид	Весна			Лето	
	I	II	III	I	II
<i>Fucus distichus</i>	40	15	37	110	65
<i>F. vesiculosus</i> f. <i>giganteus</i>	59	11	11	102	121,6
<i>F. vesiculosus</i>	29,5	4	7,5	177	142
<i>F. serratus</i>	63	1	1,6	138	37
<i>Ascophyllum nodosum</i>	77,9	1,8	2,3	158	133

Примечание. I — масса растения; II — масса рецептакулов; III — их процентное соотношение II/I.

На первом году жизни морфология проростков почти одинакова у всех видов. Только опытный глаз может отличить по светло-оливковому цвету и более гладкой округлой поверхности аскофиллум от светло-коричневых фукусов.

Характерно также поселение новых проростков непосредственно под зарослями своего вида. Объединяясь со старшими растениями общей подошвой, проростки составляют их нижний ярус.

Определение возраста фукусовых не имело до последних работ точных признаков; раньше считалось возможным определить его по числу разви-

Таблица 14

Возрастная структура популяции фукуса

Возраст, годы	Число, экз./м ²	Размеры, см	Масса одного растения, г	Число в популяции, %		Прирост массы (раз)
				экз./м ² по месяцам	среднее	
<i>Fucus vesiculosus</i>						
1	5200–5500	2	0,7–1	95	65	8,5 (до 18)
2	1525	4	3	60	60	3,53
3	815	9	15	35	32	5
4	123	17	17,5	14	14	2,24
5	68	20	25–33	5	5	1,75
6	26	40	112 ± 4,9	3	3	2,77
7	3	44	166 ± 17,2	0,03	0,03	2,11
<i>F. v. f. giganteus</i>						
8	3	54	187,7 (460)	3–5	—	
9	2	90	420	3–4	—	
10	1	160	1200 (15.12)	3	—	Σ 3,3–3,7

Лето	Осень			Средняя масса спелых респта- кулов, г	Число и масса, г респтакулов с 1 растения
	III	I	II		
59	45	10	22,1	0,6	102 – 65
118	74,8	37,4	50	0,5	212 – 47
80	44	8	18	0,8	186 – 142
27	135	18,9	14	0,7	56 – 39,6
84	100,9	0,95	0,9	0,4	525 – 133

лок и пузырей. Однако у прибойных форм пузыри или не образуются или они появляются 2–3 раза в году (у аскофиллума); та же неустойчивость признаков прослеживается и в развитках слоевища.

Полный возраст растений определен по простой формуле: $2 + (n/2)$, где n – число развилок (пузырей) на растении, 2 – возраст до появления пузырей и развилок; 2 в знаменателе – двукратное в году их образование. Сходную формулу применила для беломорских *F. vesiculosus* и *F. distichus* О.В. Максимова (1980).

Таблица 15
Возрастная структура популяции *Ascophyllum nodosum*

Возраст, годы	Число, экз./м ²	Размеры, см	Масса одного растения, г	Количество в популяции, %		Масса в попу- ляции, г	P/M- коэф- фици- ент
				экз./м ² по меся- цам	среднее		
1	4200– 3000	2–3	0,5–1,2	85	85	72,6	8,5 (17)
2	1030	4	1,5	20	20	30	1,8 – 2
3	310	12	8	17	17,5	140	5,3
4	90	18	17	17	14	245	2,2–2,5
5	20–75	26	40	9	9	360	2,8
6	64	35	79 (143 с рипт.)	6	6,5	721,5	1,8
7	50	56	195	5	5,5	1072,5	1,75
8	35	51	212	3	3,5	740,25	1,34
9	30	59	381	1	2	762	1,7
10	10	110	520 (с рипт.)	1	1	520	1,25
11	5		980 (с рипт.)	0,5	0,5	445	1,2
12	1		1112	0,3–0,1	0,3	333,6	
Среднее	20–160	74	155 (без рипт.) 276 (с рипт.)	100		5.41	2,51

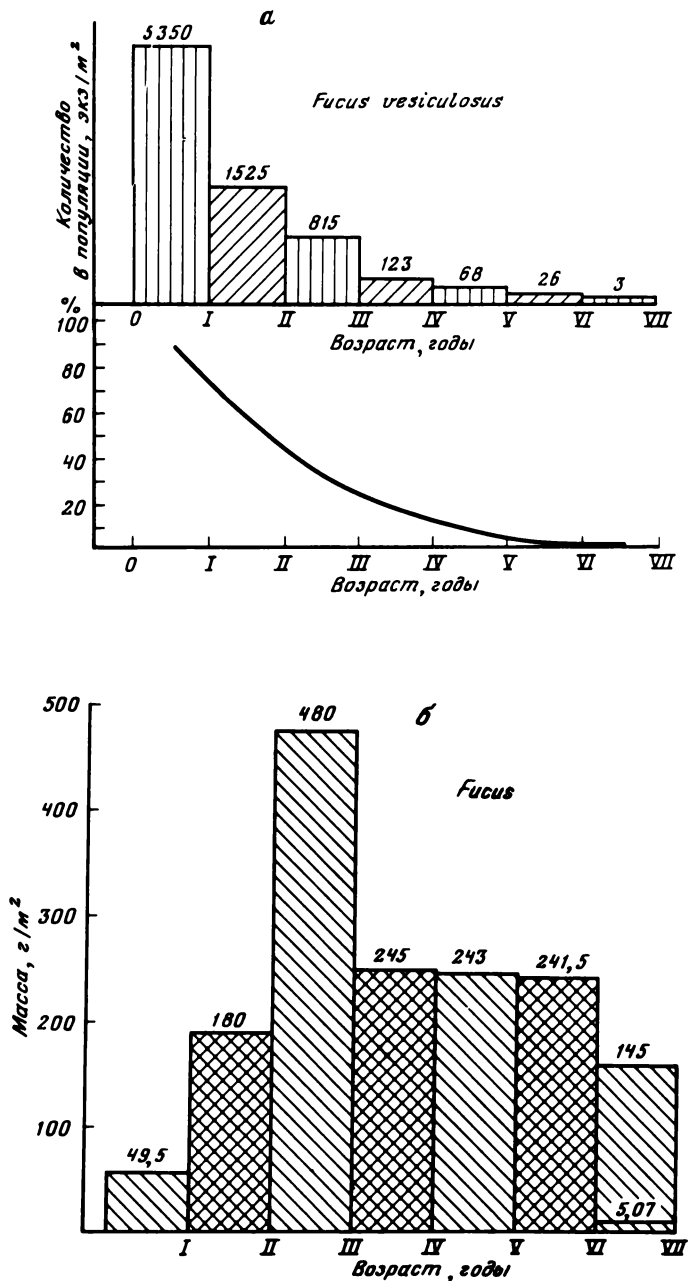


Рис. 34. Возрастная характеристика численности (экз./м², %) (а) и массы (б)
 Июль, 1973, 1978 гг. Поморский берег. Количество экземпляров рассчитано из 100 площадок (0,25 м²), массы — по данным 30 площадок (0,25 м²), массы — по данным 30 площадок (0,25 м²), там же

В Белом море максимального возраста достигают два фукоида: *Ascorythum* — 9 (в некоторых местах 12) лет и сублиторальный *Fucus vesiculosus* f. *giganteus* — 11 (в отдельных участках 13) лет. Меньшая продолжительность жизни отмечена у литорального *F. vesiculosus* и у *F. distichus* — 7–8 лет, у *F. serratus* — 5–6 лет, у *Pelvetia canaliculata* — 4–5 лет.

Наиболее старые и, как правило, самые крупные экземпляры не насчитывают и десятка экземпляров на 1 м². Сеголетков же и проростков в возрасте до 3 месяцев отмечается в сотни раз больше — до нескольких тысяч на 1 м² в летний сезон.

Растения 2–3-го года жизни уже не столь многочисленны: их в 4–5 раз меньше, чем сеголетков, но больше, чем многолетних форм.

Изменения биомассы соответствуют росту и развитию фукоидов и находятся, как и у ламинарий, в тесной зависимости от длины (см. рис. 33, табл. 14, 15). Кривая биомассы на графике также имеет два разновысоких "пика": первый — больший, приходится на лето, масса увеличивается в 2–4 (до 7) раза, так как уже созрели все рецептакулы и рост в длину достиг определенного летнего максимума. Меньший пик массы отмечается осенью, когда после выхода гамет, опадая ветвей выросли новые проростки, несколько восполняющие биомассу популяции.

Популяция складывается наиболее жизнестойкими трех-пятитетками. Как и у ламинарий, "пик" массы представляют растения среднего возраста. Общий характер накопления и уменьшения массы почти однотипен у всех фукусовых и напоминает ламинариевые. Темп прироста массы (P/B -коэффициент) с возрастом уменьшается.

Межгодовые колебания длины и биомассы у фукусовых, как и у других водорослей, не одинаковы по годам. Так, в особенно жаркие лета, как 1967, 1972 гг., прирост у фукусовых несколько ниже, чем в другие годы. Меньше была и биомасса всех фукусовых в эти годы, а также в холодные 1966, 1979 гг. Более или менее умеренные годы характеризуются и большим приростом массы фукусовых.

Полученные нами данные по абсолютному суммарному приросту фукусовых в различные годы, по его колебаниям совпадают со сведениями по заготовкам, приводимым Архангельским водорослевым комбинатом для Белого моря: в годы наименьшего прироста фукусовых отмечаются их меньшие (по сравнению с более урожайными годами) запасы и соответственно уменьшение сборов и заготовок данного вида водорослевого сырья.

Длина и масса фукусовых вычислены по тем же формулам, что и у ламинарий, с введением соответствующих коэффициентов для каждого вида фукусовых. Зависимости массы и длины от возраста, сезона, экологии имеют в целом экспоненциальный характер. Согласно этим зависимостям, можно определить массу фукусов или аскофиллума по какому-либо одному параметру: длине или площади вегетативной части слоевища.

АНФЕЛЬЦИЯ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

СЕМ. PHYLLOPHORACEAE

Ahnfeltia plicata (Huds.) Fries. — анфельция складчатая

Е. Зинова. Водоросли Мурмана, 1912. Т. 1. С. 253; А. Зинова. Определитель красных водорослей северных морей СССР. 1955. С. 134.

Слоевище анфельции в виде кустиков, жесткое и ломкое при высыхании, дихотомически разветвленное. Ветвление обычно обильное в верхних участках слоевища, "фонтанного типа", верхушечные ветви хрупкие, спутанные при многочисленных обрывах. Высота кустиков до 21 см; часто образуются комки из нескольких слоевищ объемом 30—40 см.

Окраска слоевища варьирует в зависимости от степени затопления места произрастания: цветовая гамма таллома от светло-желтой до темно-сиреневой. Более интенсивная темная окраска отмечена у растений старшего возраста.

Анфельция растет на мелководье, образуя разреженные заросли до глубины 3—4 (иногда 5) м, прикрепляется к камням, ракушке, реже к другим водорослям. Встречается в нижней литорали и верхней сублиторали, под покровом фукоидов и ламинарий. В литоральных ваннах растет в ассоциации с кораллиной, предпочитает затененные участки, с интенсивным движением воды, например протоки в нижней литорали. Для анфельции характерно обитание в полупроточных в отлив ваннах, где ее слоевища прикрыты от воздействия солнечных лучей более крупными водорослями. Анфельция растет на боковых стенках камней, преимущественно с северной их стороны. На плоских горизонтальных поверхностях встречается редко, что связано с истирающим действием льда.

В пределах бассейна в относительно защищенных мелководных участках нередко встречаются небольшие скопления неприкрепленной анфельции, образующей шаровидные, перекатываемые течением комки.

Наиболее благоприятные условия для развития анфельции имеются на мелководных берегах Онежского и Кандалакшского заливов (Соловецкие острова, о-в Жижгин, Малая Муксалма, Толстики, Кислое, Овсянка, Ивановка, Нерпичье, Наволок, Гридино, Белужье, Мяг-остров, Колежма и др.). В меньшей степени анфельция встречается на северных и северо-восточных берегах.

Менее благоприятны для поселения анфельции заиленные места с малой аэрацией. Растущая в таких непроточных, с мягким грунтом участках анфельция развивается медленно, темп ее роста в два-три раза отстает от роста анфельции в проточных участках с каменистым грунтом. Попытки разведения анфельции в участках, неблагоприятных для ее развития, заканчивались неудачей: растения плохо развивались, слоевища заносило илом и песком. В местах со слабым движением воды анфельция погибает. Ее слоевища в массе покрывают эпифиты, в то время как у растений, развивающихся в нормальных для роста условиях, отмечается один эпифит — леатезия, покрывающая в виде мелких шариков верхушки ветвей анфельции в конце лета.

Численность слоевищ в популяции невелика: 22 взрослых растений на 1 м^2 . Обычно от одной кожистой подошвы отходит несколько ростков. Доминируют по массе 3–5-летние формы, по численности преобладают первогодки-сеголетки: более 200 экз/м^2 . Биомасса варьирует в пределах $0,1\text{--}2,3 \text{ кг/м}^2$. Известны и более высокие ее показатели, но они не характерны для обычных зарослей анфельции, зависят от комплекса благоприятных для развития водоросли условий.

Продолжительность жизни определяется по количеству дихотомических ветвлений, прослеживаемых на самой длинной ветви; число ветвений соответствует числу лет, так как один раз в году образуется дихотомическое ветвление. Правильная дихотомия часто нарушается многочисленными обломами ветвей с последующей "фонтанной" регенерацией. Анфельция растет до 5–7 лет.

Рост слоевища верхушечный, с постепенным утолщением корового слоя нижних участков слоевища. Вследствие сезонного роста в коре слоевища образуются концентрические слои. Верхние и нижние участки слоевища различаются по толщине и по цвету: первые светлее и в полтора-два раза тоньше вторых. Диаметр ветвей в основании слоевища составляет $1,5\text{--}2 \text{ мм}$.

Эти участки различаются и по числу концентрических слоев: если в подошве насчитывается до 7 слоев (некоторые исследователи насчитывали и 8–9), то на однолетних верхушках ветвей имеется лишь один слой.

Темп роста сравнительно медленный, годовой прирост составляет $2\text{--}3,5$ (до 5) см. Его величина зависит от возраста, уменьшаясь у более старых особей. Отмечается более интенсивный рост в умеренные годы в благоприятных для анфельции местах обитания. В "теплые" или "холодные" годы прирост в $1,5\text{--}2$ раза меньший, чем в умеренные.

Новый прирост отчетливо виден на верхних участках слоевища, где образуется 2–3-вильчатое новое разветвление. Молодые вершины почти равной длины, чуть изогнутые, обычно заостренные на кончиках. Рост слоевища начинается в апреле–мае (рис. 35), еще подо льдом. Наиболее интенсивный прирост отмечается в июне – начале июля. Позднее его темп замедляется.

К осени интенсивно накапливается масса слоевища, которое заметно утолщается в своей нижней части за счет оттока ассимилятов.

Новое ветвление, как правило, парное (при классическом, не нарушенном условиями местообитания варианте), впоследствии – удвоенное по отношению к ветви предыдущего года. Отрастание ветвей происходит почти в правильной геометрической прогрессии, приближаясь к "фонтанному" типу ветвления.

Замечательной особенностью роста анфельции является регенерация ветвей на месте частых обломов тонких верхушечных веточек в результате штормов, интенсивных течений и воздействия прибоя. В месте обрыва появляется масса неправильно ветвящихся отростков, которые нарушают правильную структуру ветвления. В результате обилия регенерирующих веточек образуется куполоподобное слоевище, вся масса которого значительно выше, чем при правильном, но разреженном дихотомическом ветвлении. Иногда в месте обрыва образуется мозолистый наплыв – "галл", каллус.

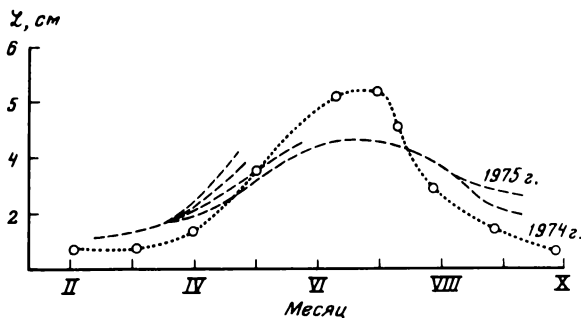


Рис. 35. Темп роста слоевища анфельдии за сезон 1974/75 г. Соловецкие острова, по данным промеров 100 экз.

Регенерацию ветвей анфельдии можно рассматривать как своеобразную компенсацию при сравнительно медленном темпе роста слоевища в длину. Масса слоевища не просто увеличивается с возрастом в геометрической прогрессии, а стремительно растет за счет многочисленных быстро растущих регенерирующих побегов из верхних, боковых и даже подошвенных участков таллома.

Масса анфельдии увеличивается за год при таких регенерациях в 5–7 раз (до 20 раз). Это обстоятельство необходимо учитывать при искусственном разведении данного вида. Интенсивный рост слоевища можно искусственно стимулировать, удаляя прореживанием отдельные верхушечные веточки.

Нами проведен эксперимент в районе губы Ивановка (Соловецкие острова) по стимуляции роста слоевища. В результате у разреженных и надсеченных слоевищ возникла обильная регенерация ветвей с последующим увеличением массы слоевища в 4–5 раз.

Ранее считали, что у анфельдии существует только бесполое размножение моноспорами, вызревающими в нематетиях, образующихся в коровой части слоевища осенью – в конце августа. Споры появляются к лету обычно у растений 3-го года жизни. Выяснилось чередование поколений у анфельдии. Корковидные слоевища *Porphyrodiscus simulans* оказались тетраспорифитом анфельдии (Farnham, Fletcher, 1976; Chen, 1977), растущим в первой половине лета: июне–июле.

Растение с нематетиями – карпоспорофит (женский гаметофит), в нематетиях развиваются карпоспоры. Выход карпоспор с конца апреля по июнь отмечали Н.И. Нейфельд в 1969 г. и Е.В. Шошина в 1982 г.

Сперматангии, закладывающиеся к осени, в конце августа по верхнему краю веточек созревают за месяц, в сентябре (Gregory, 1934; Шошина, 1982). У растений старшего возраста отмечается большее количество органов размножения на верхних участках слоевища в виде многочисленных выростов.

Первичная продукция по показаниям кислородного обмена составляет 0,38–0,5, 1 мг O_2 /г сырой массы в наиболее интенсивный период фотосинтетической деятельности, который приходится на июнь. Отмечено, что наибольшей активностью обладают молодые участки слоевища, имеющие

более светлую окраску по сравнению со старыми: обычно светло-розовые или светло-сиреневые молодые веточки отчетливо выделяются на темно-сиреневых или темно-красных старых ветках. Фотосинтетическая активность молодых участков на треть превышает активность более старых. Удельная продукция анфелзии — 1,66.

НЕКОТОРЫЕ МАССОВЫЕ ВИДЫ БУРЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

СЕМ. ECTOCARPACEAE

Pylaiella littoralis (L.) Kjellm.

Слоевище тонконитевидное, в виде перекрученных спутанных пучкообразных кустиков длиной 18–30 см, мягкое, светло-желтого цвета, к концу вегетации приобретает грязно-зеленую окраску. Вид однолетний, появляется в конце марта — апреле в виде отдельных нитей или кустиков до 1 см длиной.

Скорость роста весной очень мала, после таяния льда в мае возрастает, в июне достигает максимума (в 3–5 раз больше, чем в апреле). В середине лета (конец июня—июль) отмечается спад роста. Позднее у слоевищ вновь начинается ускоренный рост побегов и нитей; в конце июля—августе и сентябре наблюдается второй или третий (в зависимости от метеоусловий) максимум роста. Три максимума наблюдались, например, в жаркие лета 1967, 1970, 1972, 1975 гг., а в 1972 и 1975 гг. был отмечен даже четвертый небольшой пик (рис. 36).

Появление спорангиев зависит от температуры воды и приурочено к теплому периоду года.

Одноклеточные спорангии отмечаются с мая по октябрь, в отдельных случаях — в апреле и ноябре, один раз — в декабре. Многоклеточные спорангии, занимающие интеркалярное положение, наблюдались вместе с одноклеточными с мая по август.

Фотосинтез и дыхание у пилайелы имеют сезонный характер. Периоды подъема и затухания (релаксации) обмена совпадают с периодом роста. На рис. 36 видны 3–4 вершины максимума кислородного обмена у этой водоросли. Для периода максимальной интенсивности (обычно 1–2 недели) отмечена фиксация 2,2 мг O_2 /г сырой массы водоросли в час (в одном случае — даже 3,89). Максимумы повторяются через 3–4 недели до конца осени (рис. 37).

Экология. Обитает в различных участках осушной зоны и в верхних слоях воды сублиторали; растет на различных субстратах, как эпифит фукоидов и других водорослей, свободно (без прикрепления) встречается в местах со слабопроточной водой и в опресненных лужах. Образует большое число форм, различающихся по внешнему виду и цвету таллома — от оливкового до ржавого. Биомасса 0,3–1,0 кг/м². Характерной особенностью пилайелы является способность образовывать массовые скопления, особенно в период "цветения", совпадающий с пиками роста. Обычно это явление наблюдается при повышении температуры воды от 13 до 16° и к концу лета. Вместе с другими нитчатными водорос-

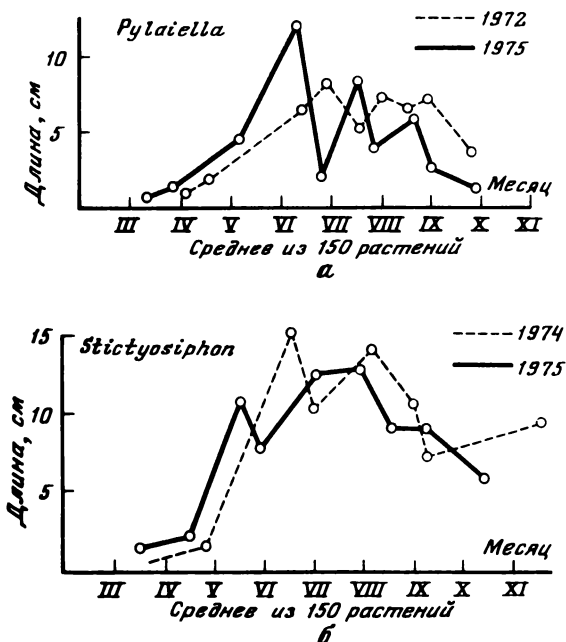


Рис. 36. Сезонная динамика роста бурых нитчатых водорослей

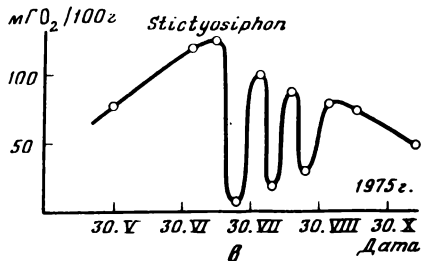
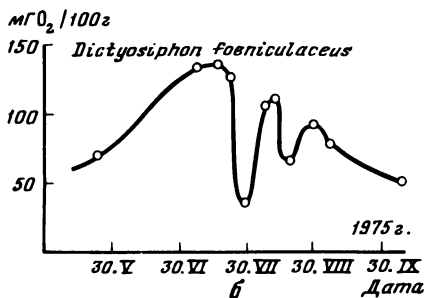
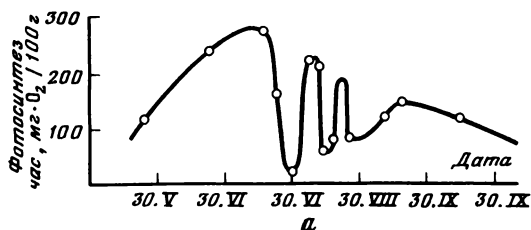


Рис. 37. Сезонная динамика кислородного обмена (фотосинтеза и дыхания) у бурых нитчатых водорослей
а — *Pylaiella littoralis*

лями пилайела образует спутанные заросли, обволакивающие, подобно пушистым шарам, водоросли, камни, сваи, сети, илисто-песчаные грунты (в спокойных местах). В конце вегетации образуются отдельные скопления быстрозагнивающих тиноподобных растительных остатков. В слабопроточных местах, литоральных ваннах еще долго сохраняется жирная разлагающаяся масса отмерших водорослей, имеющая грязно-зеленый цвет и запах сероводорода, толщиной до 30 см, так называемая "няша".

Продукция значительна, несмотря на малые размеры по сравнению с другими макрофитами. Несколько максимумов роста и фотосинтеза обеспечивают и высокий уровень продуктивности: годовая продукция 1,4–3 кг/м², удельная – 3–4 (разовый прирост массы).

Морфология простая, нити отходят супротивно и поочередно, боковые – под острым углом, часто несут волоски на вершине. Длина клеток в нити в 2 раза больше ширины, в самой широкой части нить до 60 мкм толщиной. Наличие волосков, характер ветвления (скрученные, спутанные пучками, дуговидные веточки) часто служат признаками для выделения форм. Арктическо-бореальный вид.

Pylaiella varia Kjellm

Слоевище тонконитевидное, разветвленное, часто в виде пушистых спутанных темно-оливковых или желтоватых пучков высотой 3–5 см, вторичные нити отходят от главной оси под прямым углом. Клетки в нитях бочкообразные, их ширина обычно в 2 раза меньше длины, реже – равна ей. Толщина достигает 50 мкм.

Одноклетные спорангии появляются в июне. Они собраны в кисточки и цепочки и развиваются на боковых веточках, оканчивающихся бесцветным волоском. Многоклетные спорангии образуются позже: в конце июля – начале августа. Они развиваются на боковых ветвях, верхушечный волосок которых тоньше и длиннее, чем на ветвях, с одноклетными спорангиями. Весь спорангий более округлый, почти цилиндрической формы. Образование спорангиев имеет 2–3-разовый цикл с разрушением и последующим отрастанием новых нитей. Последние нити отмечаются в конце осени, первые – в начале марта.

Рост, развитие, кислородный обмен, экология обоих видов пилайелы очень сходны. Вид чаще встречается в качестве эпифита, на тех же субстратах, что и пилайела прибрежная. Отдельные пучки, распадающиеся после периода спороношения, в массе заполняют литоральные ванны, мелкие протоки со слабым током воды, запутывают фукусовые, особенно их верхушечные части.

Биомасса сравнительно небольшая: 0,2–0,35 кг/м², однако быстрый рост, обильное развитие с площадью покрытия до 80%, многократное отрастание нитей – все это делает пилайелу довольно продуктивным видом с годовой продукцией до 1,3 кг/м², удельная продукция – 2,8 (прирост массы).

Распространение повсеместное как в участках с нормальной, так и с пониженной соленостью, в устьях ручьев и рек. Чаще встречается в месяцы с более низкой температурой воды, чем предыдущий вид. Предполагается арктическо-бореальное распространение (низкоарктическое и высокобореальное).

Ectocarpus confervoides (Roth) Le Jolis

Слоевище тонконитчатой структуры, прикрепленное ризоидами. Ветвление неправильное, дихотомически-переменное, одностороннее, обильное, образуются спутанные кустики и скрученные пучки нитей высотой до 20 (30) см, разной окраски — от светло-оливковой до грязно-желтой. Слоевище мягкое. Главная нить в оси до 35–60 мкм толщиной, высота всего слоевища может иногда достигать 45 (60) см.

Спорангии в основном многоклеточные, широковеретеновидной формы, высотой 45–90 мкм, толщиной 20–35 мкм, сидячие или на ножках, часто с заостренной вершиной, реже оканчивающиеся тупой верхушкой. Появление спорангиев отмечается в конце июня — начале июля, продолжается в течение всего лета и в начале осени, особенно обильное спороношение отмечается в августе. Одноклетные спорангии крайне редки, почти овальной формы.

Растение однолетнее, появляется в мае, отдельные экземпляры (возможно, фрагменты нитей) обнаружены в апреле. Рост сначала замедленный, в конце мая — начале июня темп роста увеличивается, достигая максимума в конце июня — июле; за вегетацию отмечается 2–3 максимума. В конце сентября эктокарпус исчезает.

Кислородный обмен также имеет 2–3 пика, совпадающих с пиками роста. При биомассе 1,1–2,1 кг/м² годовая продукция достигает 7,0 кг/м², удельная — 4–4,5 (прирост массы).

Экология всех видов эктокарпуса очень лабильна. Растения встречаются повсеместно, на различных субстратах, образуя как самостоятельные заросли, так и встречаясь в качестве эпифита на других водорослях в осушенной зоне и верхней sublitorali. Обитает в проточных и защитных участках, в опресненных и морских водах. Массовые скопления в период развития водоросли, особенно в теплое время года, приводят к образованию тины — спутанной растительной массы высотой 5–20 см. Входит в состав "няши". *Ectocarpus confervoides* имеет повсеместное распространение.

Ectocarpus siliculosus (Dillw.) Lyngb.

Слоевище тонконитевидное, дихотомически и разнообразно разветвленное, нити собраны в пучки, часто перекрученные, мягкие, пушистые, светло-желтых и золотистых оттенков, высотой 15–20 см. Нити в основании слоевища шириной до 50 мкм, затем сужаются. Оболочка клеток толстая. В верхней части нити имеют вид свободно развернутых кисточек, сидящих на скрученных основных нитях.

Растения однолетние. Спорангии появляются в июле, чаще многоклеточные, тонкошиловидные, с бесцветными волосками на вершине. Одноклетные спорангии редки, имеют овальную форму, сидячие. Отмечается два пика роста и размножения, в июле и через 15–25 дней, в августе. Второй максимум выше первого. Многоклеточные спорангии можно встретить до октября, чаще на распадающихся нитях. В сентябре–октябре вид встречается редко. Кислородный обмен имеет два максимума.

Биомасса — 0,3–1,0 кг/м². Годовая продукция составляет 2–2,5 кг/м², удельная — 2,3–3,0 (прирост массы).

Экология. Обитает в различных участках осушной зоны и верхней сублиторали, встречается на разных субстратах, прикрепляясь самостоятельно и в качестве эпифита часто входит в сообщества других водорослей. Образует обильные заросли, приводящие к формированию тины.

Распространение. Вид арктическо-бореальный.

СЕМ. CHORDARIACEAE

Chordaria flagelliformis (Mull.) Ag.

Слоевище тонкошнуровидное, слизисто-хрящевидное, высотой 35 (до 50) см, редко или часто разветвленное, толщина главной оси до 2 мм, цвет слоевища темно-оливковый, при высыхании почти черный. Прикрепляется подошвой. Коровые периферические нити меньше клеток центральной части, верхушечные клетки овальной или грушевидной формы, их размеры увеличены по сравнению с остальными клетками верхнего слоя. Спорангии только одноклеточные, образуются в конце июля — августе. Ветвление слоевища и его внешний вид варьируют в зависимости от местобитания, в связи с чем выделяется несколько форм вида.

Скорость роста характеризуется сезонной изменчивостью. Растение многолетнее, встречается с марта по декабрь, ближе к зиме — это в основном распадающиеся нити и кустики. Максимумы роста и кислородного обмена (до 0,26 мг O₂/г · ч) приходятся на конец июня — июль, отчасти на август, затем темп роста резко падает.

Хордария обитает обычно на каменистых, реже на крупнозернисто-песчаных субстратах, прикрепляясь подошвой; встречается в качестве эпифита на других водорослях. Образует самостоятельные заросли, где слоевища крупнее, чем у эпифитных форм. Отмечается в сообществе с другими макрофитами. Растет в нижней литорали и верхней сублиторали, в слабо защищенных и проточных местах.

Биомасса хордариин — 0,6—1,5 кг/м². Годовая продукция — до 2 кг/м², удельная продукция составляет 2,3—3,0 (прирост массы).

Распространение. По всему бассейну; арктическо-бореальный вид.

СЕМ. STRIARIACEAE

Stictyosiphon subarticulatus (Aresch.) Hauck.

Слоевище грубонитевидное, в виде обильноразветвленных, попеременно или супротивно, кустиков высотой 8—25 (до 30) см, часто полое, членистое, в верхней части прослеживается много мелких веточек, из-за чего растение приобретает пушистый вид. Цвет оливково-светло-желтый, иногда буроватых оттенков. Толщина осевой нити до 1 мм. Многоклетные спорангии округлой формы, погружены в коровой слой, 22×30 мкм, развиваются летом, в июле—августе, нередко в сентябре, на отдельных экземплярах встречаются до декабря.

Растение однолетнее. Рост отмечается с таянием льда, имеет два максимума. Кислородный обмен также имеет два максимума — 1—1,25 мг O₂/г · ч; вершины обоих максимумов не совпадают во времени (разница 10—18 дней), второй максимум выше. Темп роста повторяет с неболь-

шим опозданием темп фотосинтеза. Прирост в июне составляет 8–13 см, в июле — 8–11 см, в августе—сентябре — 12–15 см, в "теплые" годы, когда наблюдается несколько пиков.

Биомасса — 0,8–1,1 (до 1,5) кг/м², годовая продукция — 2–3,5 кг/м², удельная — 3,5 (прирост массы).

Экология. Стиктиосифон встречается в виде самостоятельных, нередко обильных зарослей, а также в сообществе с другими водорослями и в качестве эпифита на фукоидах. В ассоциации с нитчатými бурými водорослями (диктиосифоном) может давать годовую продукцию до 6,4 кг/м². Встречается в слабозащищенных и защищенных местах верхней сублиторали, в осушной зоне, на разных субстратах, образуя спутанную растительную массу, порождающую "няшу". В участках с пониженной соленостью встречается реже, чем при обычной морской солености.

Арктическо-высокобореальный вид.

СЕМ. DICTYOSIPHONACEAE

Dictyosiphon foeniculaceus (Huds.) Grev.

Слоевище грубонитчатое, обильно и разнообразно разветвленное, образующее кустики высотой 40 (до 53) см, светло-бурого цвета, часто с желтоватым оттенком, с полостью в осевой части, покрытое корой. Толщина нитей 0,3–1,5 мм. Ветвление прослеживается до трех порядков.

Растение однолетнее. Появляется в конце мая — июне, вегетация продолжается до октября. Спорангии одноклетные, располагаются в коровом слое, овально-яйцевидной, иногда грушевидной формы, слегка выступают над коровыми клетками, их размеры варьируют, в среднем 25×35 мкм.

Рост водорослей весной замедленный, в конце июня — июле наиболее интенсивный (в 1980 г. за 2 недели был отмечен прирост на 8 см), с образованием спорангиев несколько замедляется (конец июля), а в августе его скорость вновь возрастает. В сентябре рост прекращается; в конце сентября — октябре отмечаются только отдельные распадающиеся кустики диктиосифона.

Кислородный обмен у диктиосифона, как и у других водорослей, наиболее интенсивен в летний период. Пик фотосинтеза, например, в 1972 г. пришелся на первую декаду августа — 1–2,6 мг O₂/г · ч. Затем происходит спад, а к концу августа — новый подъем. В 1975 г. наблюдалось три пика.

Экология: диктиосифон растет в нижней литорали и верхней сублиторали в проточных и защищенных местах, на различных субстратах. Вместе с другими нитчатками встречается как эпифит на фукоидах и образует массовые спутанные заросли, особенно обильные к концу лета.

Биомасса — 0,6–1,8 кг/м², годовая продукция — 4,5–6 кг/м², удельная до 4 (прирост массы).

Распространение. В бассейне повсеместное. Арктическо-бореальный вид.

Dictyosiphon hippuroides (Lyngb.) Kütz.

Слоевище грубонитчатое, с ветвями в основном первого порядка, ветви 2–3-го порядка развиты слабее. Образует кустики до 25 см высоты, зеленовато-желтые, темнеющие при высыхании. Основная нить нередко с по-

лостью, толщиной до 0,5 мм. Спорангии одноклеточные, крупные, до 50 мкм, яйцевидные, образуются в августе—сентябре. Растение однолетнее.

Рост начинается в конце мая — июне, наиболее интенсивен в июле—августе, когда прирост составляет 5—7 см за 3 недели. Неоднократно отмечались два пика в нарастании слоевища с разницей в 3—4 недели. Кислородный обмен также имеет 1—2 пика. В 1974 г. первый пик пришелся на начало, а второй — на конец августа. Максимальная интенсивность фотосинтеза составляла 1,2 мг O_2 /г · ч. Вегетационный сезон длится менее полугода, и в октябре обнаруживаются распадающиеся нити диктиосифона.

Экология обоих видов диктиосифона сходна. Водоросли обитают на различных субстратах. Вместе с другими нитчатками в массе встречаются на фукоидах (иногда на хордарии), включаясь в ассоциацию в конце лета. Диктиосифон образует самостоятельные заросли на боковых сторонах камней обычно с северной стороны.

Биомасса невысокая — 0,3—0,7 (до 1,1) кг/м². Годовая продукция — 1,2—2,5 кг/м², удельная — 1,8—2 (прирост массы).

Распространение. В Белом море повсеместное в проточных местах осушной зоны и верхней сублиторали.

Арктическо-высокобореальный вид.

СЕМ. SPHACELARIACEAE

Sphacelaria arctica Harv.

Слоевище тонконитчатой структуры, собранное в мелкие кустики до 5 см высотой, светло-рыжего или коричневого цвета, прикрепляется ризоидами, которые часто образуют подошву — общее "корневище". Прослеживается главная ось толщиной 55—60 мкм, от которой супротивно и перисто отходят немногочисленные ветви несколько меньшей толщины.

Вегетация начинается в марте, спорангии образуются в конце июня — июле. Они в основном одноклеточные, яйцевидные, на тонкой ножке. Многоклетные спорангии появляются позднее, в августе, вегетация продолжается до октября, отдельные растения со спорангиями встречаются и в ноябре.

Рост до таяния льда медленный. Интенсивнее всего он в июне — июле. За это время растение увеличивается на 2—3 см. Осенью темп роста падает и в октябре прекращается. Биомасса — в сообществе *Chaetopterus plumosa* Kütz. — не более 0,71 кг/м², в сообществе с другими нитчатками (пилайела, диктиосифон) — до 1,15 кг/м². Растение многолетнее.

Растет на каменистых субстратах, ракушке, водорослях, встречается под фукоидами, в затененных местах, на границе осушной зоны и сублиторали и глубже — до 5—8 м.

Распространение повсеместное в участках с сильным током воды, выносит опреснение. Арктическо-бореальный вид.

Sphacelaria cirrhosa(Roth) Ag.

Слоевище тонконитчатой структуры, собранное в мелкие пучки до 2,5 см высоты, с многочисленными усовидными столонами, от которых под острым углом отходят ветви. Одноклеточные спорангии шаровидной

формы образуются в июле, многоклетные яйцевидные спорангии — в августе. Вегетация — с марта по ноябрь. Биомасса — $0,3 \text{ кг/м}^2$. Экология обоих видов сфацеларии сходна.

Широкобореальный вид.

СЕМ. SCYTOSIPHONACEAE

Scytosiphon lomentarius (Lyngb.) J. Ag.

Слоевище шнуровидное, часто трубчатое, с полостью и перетяжками, светло-оливкового и коричневого, иногда ржавого цвета, слизистое, мягкое, высотой до 0,5 м, в среднем 25–30 см, толщиной 1,5–7 мм, суженное в верхней и нижней частях, обычно многолетнее, но в ассоциации с хордарией однолетнее. Встречается с мая по сентябрь. Спорангии многоклетные, нитевидные, выстроенные в ряд по периферии корового слоя с выступающими из него парафизами, образуются в июле—августе.

Пик роста приходится на июнь—июль, позднее темп роста замедляется. С конца мая до начала июня интенсивность роста возрастает в 1,5 раза; в конце июня растение удваивает длину по сравнению с майскими экземплярами; в июле толщина растения превышает первоначальную в 3–5 раз, хотя рост уже замедляется. В конце августа — сентябре растения распадаются, уменьшаясь в 2–3 раза по сравнению с раннелетними экземплярами. Таким образом, отмечается только один пик роста.

Максимум интенсивности фотосинтеза — $1 \text{ мг O}_2/\text{г} \cdot \text{ч}$ — наблюдается в начале августа. Биомасса водоросли — до $1,2 \text{ кг/м}^2$, в среднем $0,65 \text{ кг/м}^2$. Годовая продукция — $1,3\text{--}1,7 \text{ кг/м}^2$, удельная — $2,5\text{--}3$.

Экология. Растение обитает в слабозащищенных от волнения местах, иногда в опресненных участках, на хорошо прогреваемых мелководьях, в нижней литорали, верхней сублиторали до глубины 3–5 м. Растет на различных субстратах, включая поставленные на краткий срок сети.

Бореально-тропический вид.

ПОР. DESMARESTIALES

Desmarestia aculeata (L.) Lam.

Слоевище спорофита в виде обильно разветвленных кустов может достигать 160 см высоты, обычно — 70 см; грубое на ощупь, темно-оливкового цвета, быстро выцветающее до зеленого на воздухе. У растения ясно прослеживается главная ось толщиной до 1 см в нижней части, сужающаяся кверху. Прикрепление подошвой. Ветви весной часто обламываются, на месте опадения остаются шиповидные выросты; по сравнению с округлым стволиком ветви часто уплощены (почти пластинчатые). Спорангии одноклеточные, образуются в конце лета — в июле—августе в верхней части ассимиляционного корового слоя. Зимой отмечены полуразрушенные спорангии.

Растение многолетнее, рост сезонный, первое образование новых веточек и отрастание осевой части наблюдается в марте, рост сначала замедленный — не более 2 см за 2 месяца, но после таяния льда темп его увеличивает до 7–10 см. Осенью рост замедляется и в октябре прекращается. Кисло-

родный обмен также носит сезонный характер, составляя в июне—июле 0,28 мг O_2 /г · ч.

Биомасса значительна: 1,45–2,70 (до 4,72) кг/м². Масса одного экземпляра может достигать 0,9 кг. Годовая продукция – 2,8–3,5 кг/м², удельная – 3 (прирост массы).

Экология. Десмарестия обитает в верхней сублиторали на каменистых и плотных грунтах, в проточных и слабозащищенных местах до глубины 10–12 м, часто в ассоциации с другими водорослями. В основном составляет примесь (до 1/3) зарослей ламинариевых водорослей, являясь сопутствующей формой. Самостоятельные заросли образует крайне редко.

Распространение. Растет только в морских условиях повсеместно. Арктическо-бореальный вид.

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ БУРЫХ НИТЧАТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

В Белом море нитчатые водоросли образуют массовые скопления в теплое время года, создающие фон донной растительности, и в верхней сублиторали до 1 м глубины. Масса нитчаток в эстуариях похожа на растительную пряжу и войлок.

В эту группу нитчаток мы включаем в основном зеленые (9–10 видов), бурые (10–12 видов) нитчатые водоросли, в меньшей степени красные (1–2 вида), всего 10% флоры. Бурые нитчатки занимают первое место не только по числу видов, но и по массовости развития в прибрежной зоне, числу ассоциаций, которые они образуют самостоятельно или совместно с другими макрофитами, по биомассе – от 0,2 до 2 кг/м² в зарослях, численности – 10 тыс. экз./м² и более, годовой продукции – до 7,5 кг/м², удельной продукции – до 4,3–5 (в ассоциациях). К осени отмечается пик биомассы. В конце лета, в периоды массового развития, приходящиеся на "жаркие" для Белого моря и вообще теплые годы, бурые и зеленые нитчатки сплошь покрывают все субстраты до глубины 1–1,6 м. Вспышки развития этих водорослей отмечены нами в 1967, 1972, 1975 гг.

Большую роль в повсеместном расселении нитчаток оказала замена коренного фитоценоза zostеры в Белом море водорослями, в первую очередь фукусом с его обширной "кроной" верхних ветвей, служащих субстратом для многочисленных эпифитов – нитчаток. Исчезновение zostеры привело к размягчению и заилению дна. На таком грунте не могут развиваться многолетние крупные виды водорослей, например ламинарии, так как слоевица сносится сильными течениями в осенний и зимний периоды.

Однолетние сезонные нитчатые водоросли с недолгим вегетационным периодом успешно развиваются на неустойчивых песчано-илистых грунтах, так как в летний период почти не бывает таких сильных штормов, как осенью и ранней зимой.

У ряда видов бурых нитчаток, например у питаейлы, эктокарпуса, диктосифона и других, отмечается 2–3 пика роста, обусловленных в первую очередь изменением метеорологических условий. За летне-осенний период неоднократно отмечались резкие перепады температуры и суммарной солнечной радиации. Особенно велика роль сгонно-нагонных ветров во время штормов, способствующих перемешиванию вод и поступлению биогенных

элементов. Через несколько дней после шторма при прогреве воды до 12–14° наблюдается новая вспышка цветения водорослей. Так, в 1976 и в 1978 гг. в июле и начале августа (при t 13–16°) наблюдалось массовое развитие нитчаток; 7–12 августа после штормовых явлений и понижения температуры воды до 7° их количество резко уменьшилось. В 20-х числах августа при повышении температуры воды до 12–14° вновь возросла масса нитчаток на всем мелководье Соловецких островов, где проводились наши наблюдения. Аналогичные явления отмечены в 1973–1975 гг.

При сопоставлении развития бурых нитчаток с ходом летних температур выявляются оптимальные условия для накопления массы и размножения. Этот оптимум находится в пределах 12–16° (10–18°). При понижении температуры воды падает тем роста, накопление массы и обилие спороношения. При температуре воды ниже 5° спороношения почти нет, отсутствует и массовое развитие нитчаток.

Наблюдения за развитием нитчаток в разных местах Беломорья, различающихся по температурным градиентам, а также в разные годы на одних и тех же участках позволили выявить закономерности в разнице ФАР, температуре воды и в сроках массового развития обильного спороношения нитчаток. В пос. Реболда (Б. Соловецкий остров) ежегодные десятилетние наблюдения выявили колебания от недели до месяца сроков появления, темпов роста и дальнейшего развития пилайелы, эктокарпуса, диктиосифона и стиктиосифона. Так, если в 1972, 1984 гг. нитчатки появились в мае сразу после таяния льда, а их первое массовое развитие и спороношение отмечены уже в начале июня, вспышки развития повторялись трижды, то в 1974 г., более прохладном, разница в появлении нитчаток и началом их массового развития составила уже почти месяц, а пиков развития наблюдалось все два, причем уровень массы и прироста был значительно ниже.

Значительные расхождения температурных констант на 5–10° в Кандалакше, Кемии, Соловках приводят и к расхождению сроков массового развития нитчаток на 2–3 недели. Так, в 1977 и в 1980 гг. первая "вспышка" имела место в Кемии в конце июля, в Соловках — в начале августа, в Кандалакше — в середине—конце августа. Второй пик массового развития нитчаток четко наблюдался в Кемии и Кандалакше. В Соловках же он был еле заметен спустя две недели.

Споры нитчаток более выносливы, чем споры ламинарий и гаметы фукоидов. На выкошенных участках первыми оказываются именно проростки нитчаток. Их более интенсивный по сравнению с фукусовыми и даже ламинариями рост приводит к зарастанию таких участков сплошным покровом нитчаток. Эти явления отмечались в районах активного промысла водорослей, а также на трех опытных площадках (1×1 м) на глубине 0,1–1 м в районе пос. Реболда в 1977–1979 гг. На очищенных от крупных водорослей участках нитчатки появились в июне–июле, проростки же фукоидов и ламинарий отмечались лишь в августе. Нитчатки задерживают рост промысловых водорослей. Необходимо поэтому создание специальных очистных сооружений при работах с промысловыми водорослями в марикультуре, иначе все объекты заселяются ненужными для промысла "сорными" нитчатками.

ПРОДУКЦИЯ ДОННЫХ МАКРОФИТОВ

Первичная продукция, создаваемая донными водорослями, может учитываться как методом изучения их кислородного обмена, так и методом линейно-весовых приростов за определенный промежуток времени. Для сравнения обоих методов продукция учитывается в соизмеримых единицах — органическом углероде, приходящимся на единицу массы: ($C_{орг}/г$) на определенную площадь, а также — калорийности — ккал (Первичная продукция морей и внутренних вод. 1961; Методы определения первичной продукции / Под ред. Г.Г. Винберга. 1972).

Обзор работ по изучению продукции водорослей свидетельствует о значительном интересе к исследованиям по продуктивности прибрежного пояса донных водорослей в целом и его отдельных видов.

Наиболее распространенным методом изучения продукции водной растительности является количественный учет: измерение линейно-массового прироста за определенный период времени, вычисляемый как разница двух и более близких во времени определений прироста по отношению к изначальное измерению (Винберг, 1960, 1968, 1972). Считается, что годовая продукция — сумма ежемесячных величин прироста биомассы (B); суточная продукция — месячный прирост B , деленный на число дней (за вычетом естественной убыли), т.е. сумма приростов за определенное время.

Первые оценки "урожайности" донных водорослей были предприняты более ста лет назад Кельманом (Kielman, 1877) и Сведелиусом (Svedelius, 1906) по запасам макрофитов Севера. Попытка суммировать исследования существующих способов определения продукции донной растительности Мирового океана была сделана в 70-е годы (Возжинская, Блинова, 1971). Вычисление продукции макрофитов морей СССР выполнено по обычной методике отечественными альгологами (Морозова-Водяницкая, 1936, 1941; Киреева, Шапова, 1938; Сабинин, Шапова, 1954; Шапова, 1954; Тиховская, 1948, 1955; Гемп, Калугина, 1967; Погребняк, Островчук, 1973; Блинова, 1969, 1974; Возжинская, 1971а, б; Калугина-Гутник, 1970, 1974).

Продукцию фитобентоса по отношению к биомассе (P/B -коэффициент) считали равной 0,5—1,0 (Зенкевич, 1947; Богоров, 1965). Часто приводится годовая продукция, почти равная летним запасам водорослей (Тиховская, 1948; Блинова, 1969; Пропп, 1974). Однако эти цифры весьма приблизительные, так как для выявления P/B -коэффициента берется за основу летняя биомасса, без учета ее сезонной динамики.

Н.В. Морозова-Водяницкая (1936), А.А. Калугина (1973) предлагали следующие P/B -коэффициенты: 2—4 для продукции донной растительности в Черном море на основании сезонных наблюдений. По данным других исследователей (Маккавеева, 1974; Куликова, 1974), P/B -коэффициент равен 1,2—3,7 для цветковых растений *Zostera*.

На величину P/B -коэффициента влияет широтный фактор (Ширшов, 1938). У фитопланктона, например, он выше в тропиках, чем в умеренных

водах (Кобленц-Мишке, 1965, 1967; Кобленц-Мишке, Ведерников, 1973; Levring, 1958, 1968).

Продукция и урожайность водорослей в работах иностранных исследователей (Rowe, 1971) оцениваются в тропиках (на Гавайях) в $2,3 \text{ кг/м}^2$ (Doty, 1969), в умеренной зоне "урожайность" достигает 110 кг/м^2 (Mann, 1972, 1973). Высока продукция на континентальном шельфе (Ryther, 1958). Имеются работы по связи "урожайности" со светом, температурой (Ryther, Yentsch, 1958; Doty, 1971), ростом водорослей (Lund, 1936), их жизненным циклом (North, 1961; Levring, 1947; Marshall, 1971; Yokohama, 1973).

По данным по кислородному обмену, фотосинтезу и дыханию различных макрофитов можно судить и об их продукции в различный период времени (Пырина, 1959; Фельдман и др., 1960; Гринталь, 1969, 1974; Ярцева, 1962; Ярцева и др., 1977; Яценко, 1963; Титлянов, 1974, 1976; Звалинский и др., 1980; Ehrke, 1929, 1931, 1932; Раймонт, 1983).

Для оценки продукции используется и коэффициент пересчета кислорода в органический углерод ($C_{орг}$) (Strickland, 1960; Wassman, Ramus, 1973), принятый и в отечественных исследованиях по гидробиологии (Винберг, 1972).

Оценка продукции макрофитов, выраженная в единицах энергии¹ ($1 \text{ г } C_{орг} = 9,36 \text{ ккал}$), была предпринята рядом авторов (John, 1971; Mann, 1972; Голиков, 1976; Возжинская, 1977а). Полученные данные свидетельствовали о высоком энергетическом потенциале донных макрофитов.

В нашей работе мы стремились рассмотреть проблему продуктивности водорослей комплексно, на примере доминантов донной растительности Белого моря: макрофитов из групп ламинарий, фукусовых, нитчатых бурых и зеленых и некоторых видов красных водорослей. Исходными сведениями послужили серии многолетних наблюдений на опытных площадках за размерно-массовым приростом макрофитов, а также годовые измерения кислородного обмена (фотосинтеза и дыхания), непрерывные, ежедневные в течение нескольких дней месяца определенного сезона с последующим пересчетом на каждый день года. Полученные таким образом серии данных были положены в основу продукционных характеристик водорослей. Близкие характеристики роста приводились и для наземных растений (например, для сосны — Карманова, 1974), а также для высших водных растений в озерах (Nygaard, 1958).

РАСЧЕТ ВАЛОВОЙ ПРОДУКЦИИ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Согласно методическому указанию по вычислению валовой продукции (P) (Винберг, 1972), за ее основу принимается сумма данных по фотосинтезу и дыханию водорослей (в тексте сокращенно — "фотосинтез"). В процессе исследований нами выявлены зависимости показателей валовой продукции от климатических и экологических факторов, а также биоритмов растений, их биологических особенностей. Фотосинтез и дыхание водорослей определены согласно руководствам (Вознесенский и др., 1965; Ничипорович, 1960; Рабинович, 1951).

¹ Согласно решению симпозиума МБП (ЮНЕСКО) в 1970 г.

Зависимость продукции от света. Валовая продукция (P) зависит прежде всего от света и продолжительности светового дня (Ничипорович, 1955; Очаковский, 1970; Шулейкин, 1968; Нахо, Blinks, 1955). Для 65° с.ш. она изменяется по закону

$$y = ae^{bx+cx^2},$$

где x — день вегетационного периода; y — продолжительность светового дня. Результаты аппроксимации дали коэффициенты (a, b, c)

$$(a) \quad (b) \quad (c) \\ y = 3,83e^{0,0206x + 0,6 \cdot 10^{-4} x^2}.$$

Расчетная величина светового дня превышает его продолжительность по справочникам, так как в Заполярье освещенность высока после захода солнца.

Кривую суточного фотосинтеза представим в виде

$$\Phi \text{ (или Д)} = a e^{-(kt)^2}, \quad (1)$$

где Φ — значение фотосинтеза (или дыхания) в момент данного светового дня. Оно вычислено по формуле, приведенной в гл. I. Изменение этих процессов за сутки, основной результат валовой продукции в день. k — коэффициент, закон (крутизна кривой) Φ за сутки, t — момент времени дня опыта, a — коэффициент, зависящий от вида водоросли и дня вегетационного периода; принят как максимум Φ в астрономический полдень.

В результате аппроксимации получаем коэффициенты

$$\Phi = a e^{-0,028 t^2}$$

При исследовании функции видно, что она возрастает от 0 до макс и убывает от макс до 0. Кривая симметрична относительно оси ординат, что соответствует в нашем случае максимуму фотосинтеза при максимуме освещенности в астрономический полдень.

Коэффициент a , входящий в формулу (1), зависит от вида водоросли и определяет максимальное значение функции: фотосинтеза и дыхания в различные дни вегетационного периода. Эти зависимости даны на рис. 38. Значения коэффициента a , полученные нами из опытных данных, описываются уравнениями для ламинарий. В период с 1 февраля по 1 мая: (от $x = 32$ до $x = 120$)*

$$a = de^{-(bx)^2}, \quad (2)$$

В период с 1 мая по 10 ноября: (от $x = 121$ до $x = 314$)

$$a = dx^c e^{bx}, \quad (3)$$

где a — максимальное значение фотосинтеза за определяемый день; x — календарный день вегетационного периода. С 1 февраля по 10 ноября: (от $x = 32$ до $x = 314$); b, c, d — коэффициенты.

* 32-й день календарного года (1 февраля) принимается условно за начало вегетации; 120-й день года (1 мая) условно принимается за день схода ледового покрова; 314-й день года (10 ноября) — начало образования льда.

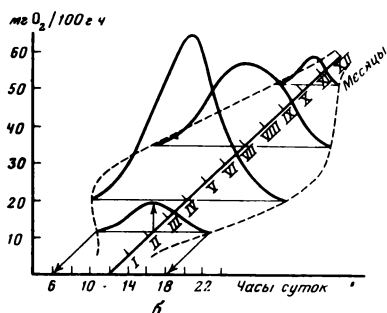
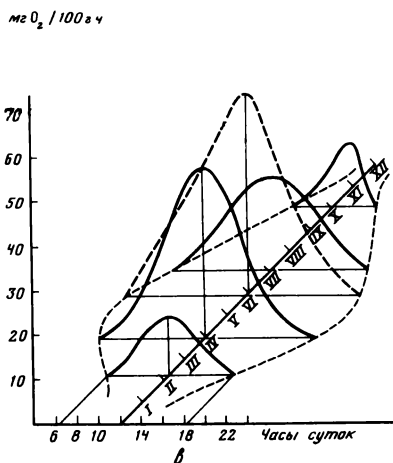
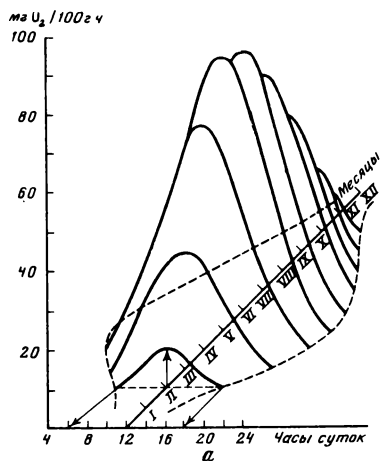


Рис. 38. Сезонная динамика кислородного обмена ведущих видов макрофитов Белого моря

а — у *Fucus vesiculosus*; б — у *Laminaria saccharina*; в — у *L. digitata*

Коэффициент t в формуле (1) — момент суток, на который определяется интенсивность фотосинтеза. Кривая суточного хода фотосинтеза симметрична относительно астрономического полдня.

Суммарный фотосинтез за вегетационный период или год будет равен

$$\Phi_{\text{год}} = \sum_{32}^{314} a \int_{t_1}^{t_2} e^{-(kt)^2} dt, \quad (4)$$

где t_1, t_2 — пределы интегрирования (начало и конец светового дня); x_x — день вегетационного периода.

Зависимость фотосинтеза и дыхания от биомассы. В различных районах Белого моря имеются различные значения массы *L. saccharina* и *L. digitata*. Введем в формулу (4) коэффициент B , который обозначает показания биомассы данного вида водорослей. Тогда с учетом средней биомассы (\bar{B}) уравнение расчета фотосинтеза (дыхания, валовой продукции) примет вид

$$\Phi_{\text{год}} = \sum_{32}^{314} B a \int_{t_1}^{t_2} e^{-(kt)^2} dt,$$

где B — биомасса данного вида водорослей; x — день вегетационного периода.

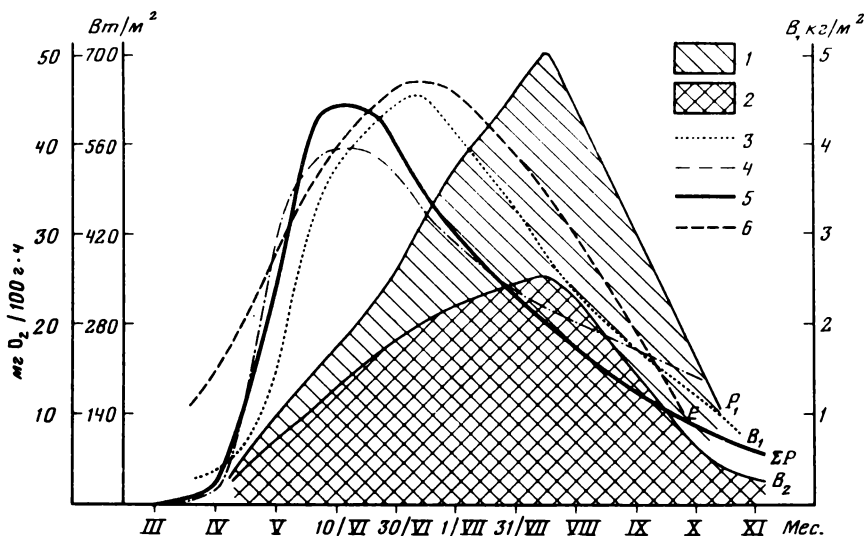


Рис. 39. Годовая динамика интенсивности продукционных процессов ламинарий, 3-летние экземпляры, 1977–1978 гг.

1 – биомасса *L. saccharina*; 2 – биомасса *L. digitata*; 3 – суммарная валовая продукция; 4 – валовая продукция *L. saccharina*; 5 – валовая продукция *L. digitata*; 6 – освещенность

Зависимость фотосинтеза и дыхания водорослей от глубины обитания. Интенсивность фотосинтеза различных водорослей в зависимости от глубины их обитания описывается уравнением

$$Y = aZ^b e^{cZ},$$

где Y – интенсивность фотосинтеза; Z – глубина; a, b, c – коэффициенты.

Аппроксимация этого уравнения, по опытным данным, дает следующее значение коэффициентов:

$$Y = 1,65x e^{-0,5x} \text{ для } Laminaria \text{ saccharina}; \quad (5)$$

$$Y = 1,32x^{0,4} e^{-0,274x} \text{ для } Laminaria \text{ digitata} \quad (6)$$

при Z = от 1 до 10 м глубины (при $Z = 1$ м, $Y = 1$).

Дальнейшие расчеты фотосинтеза за вегетационный период проводились в основном по глубине 1 м. Для определения фотосинтеза на любой глубине до 10 м необходимо значение фотосинтеза, определенное на глубине 1 м, умножить на коэффициент, вычисленный по формулам (5) и (6).

На рис. 38 представлены графики расчетных кривых валовой продукции в течение вегетационного периода для *F. vesiculosus* и видов *Laminaria*.

В дальнейшем для вычисления была использована стандартная программа P0031 (X), где X – арифметическое выражение. Программа и расчеты выполнены с помощью А.М. Арсеньева. Текст программы с массивом данных хранится в архиве Института океанологии АН СССР.

Данная методика позволяет вычислять результаты фотосинтеза и дыха-

ния, как первичную продукцию различных видов водорослей по экспериментальным данным с обработкой результатов на ЭВМ. Полученные нами расчетные характеристики позволяют прогнозировать продукцию водорослей по одному параметру кислородного обмена в любой сезон или на весь год.

Полагаем, что составленная нами программа расчетов применима и на других бассейнах, где развиваются однотипная растительность и близкие изученным нами формы. При новых расчетах необходимо введение других коэффициентов, вычисленных опытным путем по предлагаемой методике.

В литературе освещалась зависимость фотосинтеза и первичной продукции фитопланктона Белого моря от многих факторов (Ширшов, 1938; Федосов, Ермаченко, 1961; Федоров, Максимов и др., 1967, 1968; Федоров, Семин, 1970; М. Максимова, 1985). По фитобентосу Белого моря такие работы отсутствовали.

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ КИСЛОРОДНОГО ОБМЕНА МАКРОФИТОВ

У беломорских и баренцевоморских водорослей (фитопланктона и фитобентоса) наблюдается четкая зависимость интенсивности кислородного обмена от количества солнечной радиации (Возжинская, 1971а, б; Грингаль, 1969, 1974; Белая, Федоров, 1972). Кислородный обмен в условиях Белого моря имеет суточный и сезонный ритм (Возжинская и др., 1976:

Таблица 16

Валовая продукция (мг O_2 /100 г/день) и биомасса (кг/м²) *Laminaria saccharina* по месяцам (1978 г.)

Дни	II	III	IV	V	VI
<i>Валовая продукция</i>					
1	0,713– 1,106	21,158– 28,515	219,962– 253,212	465,206– 458,740	397,480– 389,614
5	1,276– 2,223	31,388– 45,295	264,508– 309,8	456,959– 449,335	386,969– 378,978
10	2,542– 4,275	49,432– 68,925	320,973– 363,867	447,314– 438,822	376,299– 365,522
15	4,847– 6,99	74,578– 93,516	373,938– 410,405	436,606– 429,759	362,817– 351,973
20	7,871– 12,429	100,501– 131,812	418,376– 444,654	427,416– 417,776	349,259– 335,701
25	13,873– 19,089	140,466– 178,138	449,676– 462,903	415,306– 405,223	332,996– 324,899
30		180,251– 209,186	464,421	402,657	322,208
<i>Биомасса</i>					
	0,45 0,40	0,5–0,64 0,6–0,80	0,95–1,5 0,98–1,8	1,8 2,4–3,0	2,0–2,5 2,5–2,6

Возжинская и др., 1977), как и в других бассейнах (Звалинский, Силкин, 1980). При почти равной освещенности растения Заполярья характеризуются большей поглощающей способностью по сравнению с растительностью более низких широт.

Сезонная динамика валовой продукции обусловлена не только освещенностью, количеством ФАР (фотосинтетически активной радиации), но и биологическим состоянием макрофита, а также гидрологическим режимом района его расселения.

На рис. 38 представлены зависимости валовой продукции, выраженной в единицах кислорода, полученного в единицу времени (час, день, месяц, год) для доминирующих видов водорослей. Расчеты проведены по натурным экспериментам в течение всего вегетационного сезона, который длится от пяти до девяти месяцев в году. Из этих графиков, расчетные кривые которых близки натурным, видно, что ход кислородного обмена у водорослей находится под воздействием суточной и сезонной динамики. Данные получены из серии опытов и приведены для *Fucus* и *Laminaria* (табл. 16).

Зависимость процессов обмена от времени суток и сезона. Кривые суточного и сезонного хода фотосинтеза и дыхания, согласно экспериментальным данным, получены путем многократных повторов как разовых, так и суточных опытов. Фотосинтез и дыхание донных водорослей имеют четко выраженный суточный ритм. Фотосинтез не прекращается с окончанием светового дня, а затухает по-

VII	VIII	IX	X	XI
<i>Валовая продукция</i>				
316,841–	237,673–	167,848–	106,404–	55,124–
306,175	230,505	159,464	99,157	49,99
303,524–	228,137–	157,388–	97,376–	48,75–
295,617	218,765	149,166	90,384	45,177
292,996–	216,447–	147,130–	99,67–	–
282,597	207,276	139,069	81,963	
280,019–	205,007–	137,075–	80,325–	–
269,799	196,03	129,182	73,933	
267,267–	192,809–	127,23–	72,377–	–
257,24	185,016	119,517	66,329	
254,759–	182,840–	117,613–	64,862	–
247,375	174,222	110,097		
244,934	172,089	108,245	63,414–	–
			57,81	
<i>Биомасса</i>				
3,0–3,8	4,2–5,0	–	–	–
3,2–3,9	4,5–4,5	4,0–3,5	3,0–2,5	1,5

степенно, спустя 0,5–1 ч после захода солнца: в условиях Заполярья сохраняется высокая освещенность и после заката (Гюббенет, Вобликова, 1937).

В расчетах, в основу которых положены экспериментальные данные, длительность фотосинтеза за всю вегетацию определялась продолжительностью светового дня, сильно различающейся по месяцам в условиях Белого моря, в пределах от 3 (зимой) до 22 ч (летом).

Из рис. 38 видно, что в течение суток фотосинтез (и дыхание) изменяется по одновершинной кривой с максимумом в 11–12 ч. Максимум фотосинтеза соответствует максимальной ФАР; минимум дыхания приходится на ночные часы. Кривая для удобства графического изображения симметрична, хотя утренний и вечерний фотосинтезы неравноценны из-за различия качественного состава радиации в течение суток (Ярцева и др., 1977).

Утренний фотосинтез на 30–40% выше вечернего, по всей вероятности, за счет инфракрасного излучения, утром более интенсивного. У всех видов изученных нами водорослей максимальные значения кислородного обмена отмечены именно в середине дня в отличие от наземных растений (Беликов, 1958) и фитопланктона, у которых в полдень часто отмечается депрессия. Днем фотосинтез выше утреннего в 1,5–2 раза, освещенность же к этому времени возрастает в 2–3 раза. Вечером освещенность уменьшается в 4 раза, интенсивность фотосинтеза падает в 2 раза (табл. 17).

На рис. 39 представлены кривые изменения биомассы водорослей за вегетационный период, а также солнечной радиации и температуры. Видно, что максимум валовой продукции, на примере ламинарий, приходится на дни с наивысшей освещенностью (полярный день). Согласно экспериментальным данным, молодые участки слоевища, в данном случае молодая пластина, начавшая свой рост в конце февраля – марте, имеет в несколько раз больший темп фотосинтеза, чем старые. Спустя 1–2 месяца новые участки пластины начинают накапливать ассимиляты и транспортировать их в нижние, более молодые части и стволы.

Темп кислородного обмена снижается по отношению ко всей массе; она за счет накоплений в результате интенсивного фотосинтеза стремительно возрастает к июлю–августу, будучи в начале лета небольшой.

На начальном этапе вегетации, в конце февраля – марте, когда освещенность подо льдом ничтожно мала, процессы кислородного обмена заторможены и даже угнетены, близки к компенсационной точке у многолетних макрофитов. С увеличением продолжительности светового дня, с окончанием полярной ночи фотосинтез увеличивается, все более набирая темп интенсивности, с таянием льда в мае и становится максимальным в июне. К осени темпы суточного обмена снижаются. Одновременно снижается темп прироста, падает биомасса. Световой день значительно сокращается, приближается полярная ночь.

Максимумы валовой продукции у разных видов водорослей не совпадают из-за различия в темпах накопления массы, что обусловлено биологическими особенностями развития водорослей, их сезонным ростом и возрастными характеристиками.

Характерно, что при малой освещенности наблюдается низкая интенсивность фотосинтеза. У водорослей осушной зоны при 200–250 лк фото-

Таблица 17

Фотосинтез водорослей на разной глубине обитания
(солнце, переменнo, плодоносящие талломы) (в мг O₂/100 г/ч)

Водоросль	Дата	Утро		День
		освещен- ность 100лк	фото- синтез	освещен- ность
Fucus vesiculosus	20.VII 1971	4-18	25,5	19-27
	10.VII 1974	10-20	14,9	26-31
F. distichus	12.VII 1974	9-20	17,5	22-15
F. serratus	5.VIII 1971	5,4-12	23,3	25-26
	1.VII 1972	1,8-13	24,0	15-31
Pelvetia canaliculata	30.VI 1972	2,3-19	8,9	13-45
	2.VIII 1972	18	30,3	24-44

Водоросль	Дата	День	Вечер	
		фото- синтез	освещен- ность	фото- синтез
Fucus vesiculosus	20.VII 1971	16,2	6,2-28	16,7
	10.VII 1974	20,4	8-35	7,3
F. distichus	12.VII 1974	27,1	8-20	12,7
F. serratus	5.VIII 1971	28,9	13-20	17,0
	1.VII 1972	47,0	6-25	30,4
Pelvetia canaliculata	30.VI 1972	32,8	3,2-20	23,1
	2.VIII 1972	50,8	-	-

синтеза почти нет, а при 100-150 лк (июльской ночью) отмечаются отрицательные величины, что позволяет считать освещенность 250 лк нижним порогом, требуемым для фотосинтеза фукусовых и 150-200 лк - для фотосинтеза ламинарий.

С дальнейшим увеличением солнечной радиации к концу года и в зимние месяцы кислородный обмен снижается, жизненные процессы замирают. Эта закономерность прослеживается у всех видов водорослей. Изменения вызваны различными процессами развития водорослей (уменьшение РОВ, накопление продуктов жизнедеятельности, высев гамет и спор и др.). Вероятно, водорослям в период интенсивного накопления массы (летом) требуется много энергии, увеличивается дыхание, поэтому чистый фотосинтез оказывается малым по сравнению с весенним. Когда над темпом накопления массы преобладает темп роста, не совпадают во времени "пики" первичной продукции и биомассы.

Таким образом, максимальный фотосинтез приходится на период года с максимумом светового полярного дня; в расчетных данных эти дни совпадают в сроках с 20-25 июня по сопоставлению с кривой солнечной радиации на широте 65° (см. рис. 39). На рис. 38, 39 нанесены расчетные кривые суммарного фотосинтеза за день, полученные из экспери-

ментальных данных с максимумом на полдень в различные сезоны. Видно, что максимум суточной продукции совпадает с максимумом светового дня.

Зависимость валовой продукции от возраста макрофита. Уровень физиологических процессов у молодых талломов выше, чем у взрослых и старых. Это обстоятельство сказывается на темпах продукции и прироста и дает растениям возможность накопить большую массу, что видно по данным темпов прироста массы, особенно у сеголетков видов *Fucus*, *Laminaria*.

Самая молодая (в возрасте 0,5–1 месяца) часть слоевища содержит мало пигментов и выделяется более светлой окраской, физиологическая активность у нее еще небольшая. По мере роста ткани (2–3 месяца) в клетках происходит накопление пигментов и слоевище становится более темным.

Активность участков слоевища объясняется содержанием в них богатых пигментами физиологически активных клеток. С возрастом на слоевище отмирает и слущивается значительная часть коровых клеток с пигментами, остается механическая ткань — средняя часть с жилкой. Получается, что на одном и том же растении (фукусов и ламинарий, филлофоры, пальмари и др.) физиологически активной является в основном средне-верхняя часть как содержащая наибольшее количество пигментов.

Зависимость валовой продукции от роста и размножения водоросли. По данным кислородного обмена, накопление первичной продукции соответствует росту водорослей и зависит от его темпа: наивысшая ПП — в раннелетний период, до спороношения растений. В летний период у большинства видов высеваются гаметы и споры. Несмотря на очередность спороношения, у разных видов растений наблюдается четкая общая закономерность: максимальный фотосинтез — до размножения; с началом же периода спороношения (например, в июле–августе) фотосинтез уменьшается. Постепенное разрушение слоевища также сказывается отрицательно на общем кислородном обмене растений.

У ламинарий, например, характер кислородного обмена (темп ПП) соответствует темпу роста. Так, разогнав пластину в длину, увеличив площадь фотосинтезирующей поверхности, ламинарии имеют в конце июня наиболее высокие показатели обмена, что и дает высокую валовую продукцию. С замедлением роста, накоплением массы уменьшается чистая продукция.

При сопоставлении массы водорослей за разные месяцы (см. рис. 39), пик которой приходится на вторую половину лета, видно, что валовая продукция июня превышает таковые июля и августа. Максимумы суточных (фотосинтетического и дыхательного) ритмов растения различаются в периоды интенсивного роста и интенсивного накопления массы. Они обусловлены как уменьшением светового времени, так и некоторым замедлением темпов обменных процессов на 1 г массы.

Особенности кислородного обмена у некоторых бурых водорослей. Особенности этих процессов разбираются на примере видов *Pyraliella*, *Stictyosiphon* и *Dictyosiphon* (по данным 1973–1975 гг.). На рис. 37 приводятся данные по фотосинтезу за вегетационный

период у бурых нитчаток, который рассчитывается нами с 15 мая (135-й день года) по 10 октября (или 285-й день года). Расчеты валовой продукции нитчаток и других видов аналогичны.

В расчете принимали, что биомасса с мая по июль (со 135 по 194 день), с середины июля по октябрь (со 195 по 285 день) различна и тогда:

$$B_n = 21 \cdot e^{-0,0015(195-n)^2} \quad \text{от } n = 135 \text{ до } n = 194 \text{ и}$$

$$B_n = 21 \cdot e^{-0,011(n-195)} \quad \text{от } n = 195 \text{ до } n = 285.$$

Согласно этим данным, как видно из рис. 37, абсолютное значение фотосинтеза у изученных видов бурых нитчаток превышает абсолютное значение фотосинтеза у ламинариевых водорослей (Возжинская, 1979).

Так, например, максимальный фотосинтез у пилайелы измеряется 2,2 мг O_2 /г/ч, у стиктиосифона — 1,25 мг O_2 /г/ч, у диктиосифона — 1,25 мг O_2 /г/ч, у ламинарий — 0,4–0,45 мг O_2 /г/ч, у фукуса — 0,83 мг O_2 /г/ч.

Максимальная валовая продукция оказывается наиболее высокой у пилайелы. По сравнению с ламинариями эта продукция выше в 4–4,5 раза, по сравнению с фукусами — в 2,5 раза. Продукция стиктиосифона и диктиосифона в 2–3 раза превышает таковую ламинарий в 2,5–3 и фукуса — в 1,5 раза. Эти данные свидетельствуют о значительной роли нитчатых бурых водорослей в создании общей массы органического вещества в прибрежной зоне бассейна Белого моря.

Характер изменения максимума суммарного фотосинтеза у нитчаток, ламинарий и фукусовых аналогичен, поскольку он приходится на летние месяцы с продолжительным (полярным) световым днем. Во второй половине июля у всех видов водорослей наблюдается резкое уменьшение истинного фотосинтеза, связанное также с падением суммарной солнечной радиации.

У всех видов нитчаток после "пика" фотосинтеза наступает, во-первых, уменьшение интенсивности этого процесса, во-вторых, примерно через 2 недели, возрастание темпов фотосинтеза, не достигающее первоначальных максимальных его значений. Согласно нашим наблюдениям в течение ряда лет, периоды релаксации следуют один за другим 2–3 (до 4) раза. В отдельные годы таких релаксаций может быть и больше на одну-две в сторону затухания, увеличения продукции, их ход за весь период вегетации одинаков. Периоды подъема и спада кислородного обмена у нитчаток совпадают также с циклами размножения у определенных видов нитчатых бурых водорослей. Продукционные коэффициенты массовых видов водорослей Белого моря (июнь–июль) представлены ниже.

Водоросль	$P/Q (P_B/P_Ч)$	$P_Ч/P_B$
<i>Enteromorpha prolifera</i>	1,4	0,78
<i>Ulvaria</i> sp.	1,3	0,77
<i>Cladophora rupestris</i>	1,31	0,77
<i>Fucus vesiculosus</i>	1,35–1,6	0,74
<i>F. distichus</i>	1,2–1,65	0,6
<i>Pelvetia canaliculata</i>	1,3	0,7
<i>Ascophyllum nodosum</i>	1,14 (4)	0,75

Водоросль	$P/Q (P_B/P_C)$	P_C/P_B
<i>Fucus serratus</i>	1,3	0,7
<i>Pyraliella litoralis</i>	1,3	0,72
<i>Stictyosiphon tortilis</i>	1,44	0,8
<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i>	1,45	0,82
<i>Laminaria saccharina</i>	1,2–1,5	0,83
<i>L. digitata</i>	1,3	0,76
<i>Rhodomenia (Palmaria) palmata</i>	1,25	0,65
<i>Ahnfeltia plicata</i>	1,1	0,7

Примечание. $P/Q (P_C)$ – чистая продукция (Ф–Д); P_B – валовая продукция (Ф+Д).

Согласно нашим данным, в период интенсивного роста водорослей показатели чистого фотосинтеза значительно преобладают над тратами на дыхание и отношение $P_{вал}/P_{чист}$ превышает единицу (1,1–1,65)¹. Что касается отношения чистой продукции к валовой, то оно меньше единицы (0,6–0,83).

РЕАЛЬНАЯ ГОДОВАЯ ПРОДУКЦИЯ

Реальная продукция представляется как разница в длине или массе и рассчитывается на основании линейно-массовых приростов водорослей за определенный промежуток времени – год или вегетационный период. Для большинства видов растений характерна наибольшая масса во второй половине лета. Следовательно, водорослевую массу, выросшую за период вегетации, можно считать реальной годовой продукцией.

Нами были получены достаточно полные и точные данные по приросту меченых водорослей на контрольных площадках, опытных пластинах, канатах и буйках. Расчеты велись по обычной методике определения продукции, применяемой в гидробиологических исследованиях (Винберг, 1972; Голиков, 1976) и для наземных растений (Карманова, 1974).

Годовой прирост длины и массы откладывался на вспомогательных графиках последовательно в зависимости от времени, возраста, сезона. Полученные по накоплению массы данные для каждой возрастной группы определяют в сумме годовой прирост водоросли данной группы, с учетом численности популяции получается общая годовая продукция. Сезонная динамика продукции ряда форм отчасти освещалась в главе по сезонному ритму.

У макрофитов общий прирост складывается из соматического и генеративного: $(P_{сом} + P_{ген}) = P$ или $P = B_{t+1} - B_t + B_e$, где $B_e = (W_1 - W_2) \cdot \bar{W}$, а $\bar{W} = \left(\frac{B_1}{W_1} + \frac{B_2}{W_2} \right) \cdot \frac{1}{2}$; тогда $P = \frac{W}{t} \cdot \bar{N}$. Суммарная продукция: $\sum_{t=0}^n = \frac{1}{2} (W_1 + W_2) (W_2 - W_1)$.

¹ P/Q – фотосинтетический коэффициент, вполне соразмерен с ФК у других авторов (1,1–1,46; по: Vuesas, 1980).

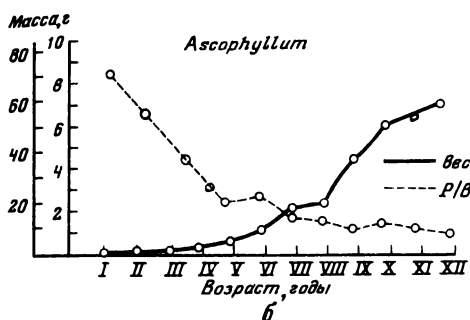
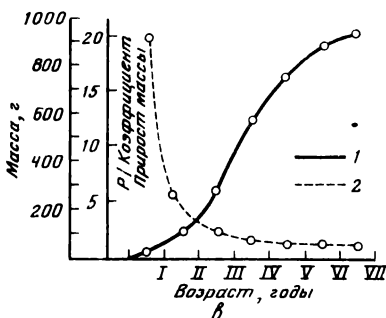
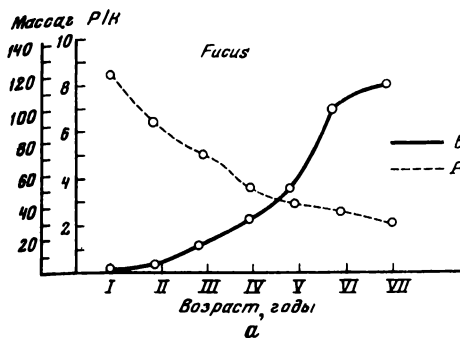


Рис. 40. Возрастная изменчивость прироста массы и P/V-коэффициента

а - *Fucus vesiculosus*; б - *Laminaria digitata*; в - *Ascophyllum nodosum*

Массу и реальную продукцию можно вычислить (см. гл. V), непосредственно измеряя только длину. Согласно нашим данным, продукцию какого-либо года можно определить как прибавку в массе, рассчитанную довольно точно по одному-двум параметрам: длине или ширине, площади слоевища.

Расхождение вычисленных значений массы с натурными средними укладываются в границы доверительного интервала средних и не выходят за рамки величин статистических ошибок средних. При построении кривых изменений массы в течение года, изображенных на рис. 40, нами использованы данные по темпу роста и суммарному приросту у водорослей. Окончательные расчетные данные сведены на рис. 41.

Продукция макрофитов в Белом море различна в зависимости от вида растений, их возраста (у многолетних видов), сезона, местообитания. Неблагоприятные гидрометеорологические условия могут существенно повлиять на развитие макрофитов, привести в ряде случаев к гибели растений (в среднем около 15% популяции), которые не учитываются в общей продукции как естественная убыль особей в процессе их развития.

Возрастные и другие особенности реальной продукции. Показатели удельного годового прироста массы у разных видов макрофитов неодинаковы. Ход продукционных процессов у многолетних растений прослежен нами на примере ламинарий и некоторых видов фукоидов. Показатели продукции изменяются по возрастам. Продукция на 1-2-м году жизни складывается из прироста вегетативных ветвей у фукусовых и однолетней пластины у ламинарий. На 2-3-м году жизни

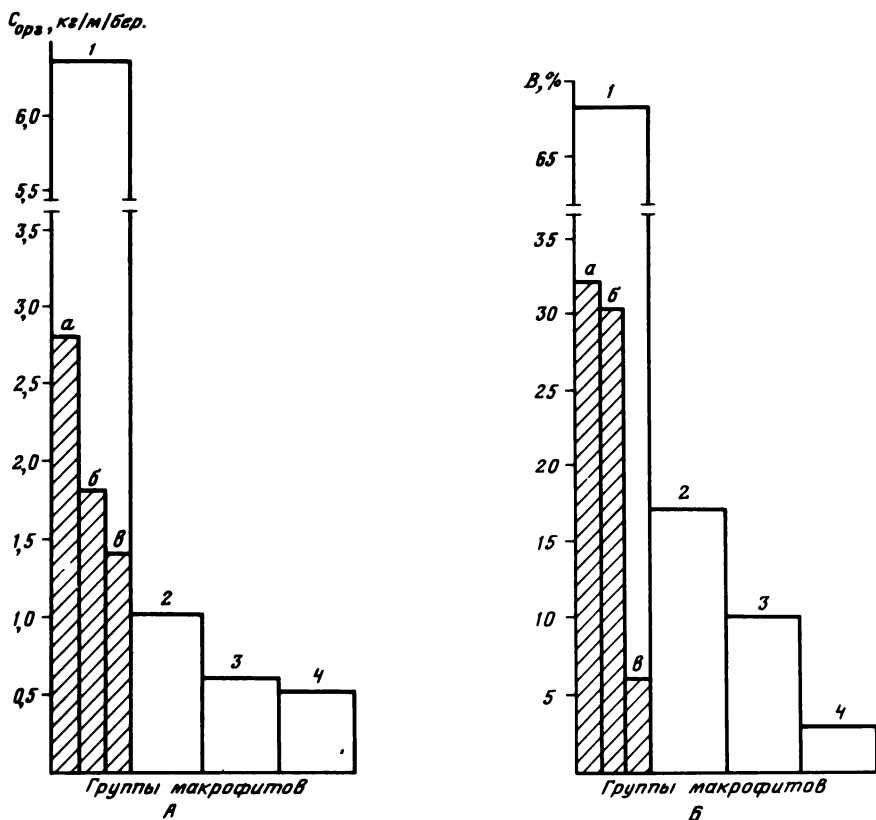


Рис. 41. Биомасса (Б) и суммарная годовая валовая продукция (А) у основных групп донных макрофитов Белого моря

А — кг $C_{орг}$ /м берега; Б — % кг/м² (сырая масса);

1 — ламинариевые (а — *L. Saccharina*; б — *L. digitata*; в — *Alaria esculenta*, *Chorda* sp. sp., *Saccorhiza dermatodea*); 2 — фукоиды (*Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*, *Ascophyllum*); 3 — нитчатые формы; 4 — глубоководные и мелководные красные водоросли

у ламинарий и 3–4-м году у фукусовых наступает размножение: появляются рецептакулы у фукусовых и спорогенная ткань у ламинарий. С каждым годом доля генеративной продукции увеличивается, а соматической — уменьшается. Общий прирост снижается с уменьшением темпов прироста массы и длины растений по мере их старения.

Помимо ежегодного отрастания пластины у ламинарий и пальмари, появление вегетативных и генеративных ветвей у фукусовых, прирост происходит и у многолетних участков слоевища — прирост ризоидов, подошвы, стволика, нижних (черешковидных) частей таллома. У других многолетних видов водорослей (анфельзии, филофоры, десмарестии, одонталии, пилоты, фуцелярии и др.) наблюдается менее значительный прирост многолетних участков слоевища.

Серии измерений дали основания считать, что в среднем прирост старых

частей (ризоидов, стволика и т.п.) не превышает 10% их массы предшествующего года. У красных водорослей прирост старых участков — менее 5%. Эти показатели учитываются нами лишь в начале наблюдений (например, масса старой пластины). В дальнейшем, при расчете общей годовой продукции, показатели приростов непосредственно старых участков не принимаются во внимание как имеющие в десятки раз меньшие продукционные характеристики темпа увеличения длины и массы. Трудно учитывать также ускоренное разрушение прошлогодних частей таллома по сравнению с нарастающими молодыми участками, почти не подвергающихся разрушению в начале вегетации.

Наиболее высокий темп прироста длины и массы обычно наблюдается на 1-м году жизни макрофитов, когда растение увеличивает свою массу в среднем в 20 раз, а длину — в 10 раз. Отклонения от средних значений здесь очень велики в зависимости от метеорологических условий года. С возрастом, с ослаблением процессов жизнедеятельности, прирост у зрелых многолетних водорослей составляет 25–50% от начального. Виды р. *Fucus*, *Enteromorpha* нередко удваивают массу за 2–5 дней (Kanwisher, 1966); у *Macrocystis pyrifera* ежегодно прирастает по 150 г (North, 1971).

Масса зрелых растений превышает первогоднюю массу сеголетков одного растения у ламинарий почти в сто раз (у некоторых особей и больше), у фукусов более чем в сто раз, у анфельции фуруцеллярии, одонталий в десятки раз.

Показатели удельного годового прироста массы неодинаковы у разных видов. В среднем наиболее высокий темп прироста наблюдается у однолетних нитчаток (7–13 раз), у пальмариин коэффициент прироста равен 5, у ламинариевых — 3,4–4,8, фукусовых — 1,8–3,7 растений старше года.

ГОДОВАЯ ДИНАМИКА ПРОДУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

Реальная суммарная годовая продукция, как и валовая, в течение вегетационного периода распределяется весьма неравномерно. В соответствии с сезонным развитием макрофитов увеличивается их длина и масса. Донные водоросли обычно имеют 1–2 пика (разновершинных) в приросте длины и массы. Реальная продукция в течение вегетационного периода у многолетних видов с преимущественно летним накоплением массы имеет максимум в середине или в конце лета (см. рис. 39, табл. 18).

На раннем этапе развития ламинарии максимальный прирост летом может составить 100 г/м² в день. В среднем за вегетацию ежедневный прирост массы составляет около 10,5 г/м². У фукусовых прирост массы несколько меньше — в среднем 2–3 г/м² в день при максимальном 21,52 г/м² в день.

Обычно после начала размножения темп прироста падает. Новый прирост длины и массы, однако, не повторяет ни темпов, ни показателей прироста, предшествующего размножению. У ламинарий с началом размножения темп прироста длины также замедляется, накопление массы продолжается за счет отложения ассимилятов в замедленном темпе до конца вегетации.

У других многолетних видов накопление массы и суммарный прирост в длину достигает максимальных показателей к концу лета, замедляясь

Таблица 18

Возрастная структура популяции *L. digitata* (лето)

Число растений на 1 м ²	Размеры одного растения, см	Масса одного растения, г	Число экземпляров в популяции, %	Средняя биомасса, г/м ²	Возраст, год	Прирост массы, раз
До 200	15 (25)	16 (37)	63 (90)	101,57	1-й	10–15 (60)
41 (116)	8 (101)	122 (210)	32 (60)	378,7	2-й	7–10
12 (32)	97 (169)	240 (740)	20 (50)	542,25	3-й	5–6
10 (28)	113 (211)	345 (758)	12 (40)	435,8	4-й	4–3
7	175 (240)	580 (910)	10 (40)	588,0	5-й	2
4	233 (262)	658 (1100)	3 (10)	198,05	6-й	1,5
1–2	274 (530)	770 (2100)	1 (5)	154,0	7-й	1,25

Примечание. В скобках даны максимальные показатели. $\Sigma 2398,37 \bar{P}/\bar{B} = 1,25-1,5$.

в конечный период вегетации (ряд видов красных водорослей, из бурых – стиктиосифон, десмарестия). У однолетних нитчатых и пластинчатых видов водорослей отмечается 2–3 пика прироста и накопления массы, обусловленных опадом и разрушением генеративных участков слоевища. Из сезонных видов у летних темпы прироста имеют более ускоренные сроки, чем у весенних или осенних видов. С переходом в зимний период отмечается замедленное развитие и едва заметный прирост. Более точные сроки максимумов приростов зависят от гидрометеорологических условий года.

Как уже указывалось, максимум прироста массы, ее общее увеличение приходится у большинства видов на позднее лето и не совпадает по времени с максимумом валовой продукции тех же видов.

На рис. 39 представлен общий ход продукционных процессов у двух видов ламинарий. Видно, что максимумы валовой и реальной продукции, во-первых, имеют разные величины, во-вторых, различаются по времени примерно на месяц. У ламинарий на этот срок между максимумами приходится генеративный прирост – формирование и созревание первых спорангиев и прирост соматический – создание максимальной длины – своеобразного фотосинтетического “зеркала” поверхности с фотосинтезирующей тканью. В дальнейшем происходит увеличение массы и наступает отток ассимилятов, начинается размножение. После спороношения прирост генеративный уступает место вегетативному, но замедленному. Темпы обмена (фотосинтеза и дыхания) остаются высокими, особенно траты на обменные процессы (дыхание). По отношению к увеличивающейся массе водорослей валовая продукция снижается. Максимумы валовой и реальной продукции меняются местами.

У других многолетних видов водорослей также различаются максимумы накопления массы, особенно у многолетних форм. Максимум у них приходится на июль–август, реже – на сентябрь. У сезонных форм, как правило, максимумы валовой и реальной продукции (считая вместе соматический и генеративный прирост) чередуются в зависимости от условий года. Последние пики максимумов реальной продукции приходятся на осень –

конец августа. Последовательный релаксационный тип продукционных процессов характерен для бурых и зеленых нитчаток.

Судя по рис. 39, соотношение валовой и реальной продукции также меняется по сезонам. Эта особенность прослеживается у всех видов беломорских макрофитов.

Реальная продукция в течение года может изменяться под воздействием годовых климатических факторов. Неблагоприятные условия в начале развития, особенно на первом году жизни, когда растение наиболее чувствительно и наименее жизнестойко, могут сказаться и на годовой продукции. По виду молодых растений можно судить, был ли тот или иной год хорошим или плохим для вегетации макрофита. Неслучайны и межгодовые колебания массы макрофитов и соответственно урожая водорослевых ресурсов.

РЕАЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Вычисление реальной суммарной годовой продукции для всей популяции проводилось нами путем суммирования данных продукции выделенных возрастных групп. У ламинарий вычислим реальную продукцию за 7 лет, от 1-го до 7-го года жизни (табл. 19). Расчет проведен по формуле

$$\Sigma P_{\text{популяции}} = \Sigma P_i N_i,$$

где P_i — продукция одного растения; N_i — численность данного возраста в популяции; i — возраст растения.

Применение такой методики подсчетов обусловлено тем, что P/B -коэффициент имеет разные значения для отдельных возрастных групп (как в расчетах для данного года развития, так и по отношению к предыдущему году). Поэтому необходимо было определить продукцию каждой возрастной группы в отдельности, а затем всей популяции.

Осреднение P/B -коэффициента при значительных колебаниях в возрастных группах вряд ли правомочно, но таким путем можно дать общее представление о продукционных возможностях всей популяции.

Если принять за основу данные по приросту массы *L. digitata* в популяции ($W_i N_i$), то сумма средних приростов за год или годовая продукция составит

$$\Sigma W = \overset{\text{I}}{7,5} + \overset{\text{II}}{700} + \overset{\text{III}}{630} + \overset{\text{IV}}{360} + \overset{\text{V}}{365} + \overset{\text{VI}}{196} + \overset{\text{VII}}{133} = 2300 \text{ г.}$$

При средней суммарной биомассе 2398,8 г общегодовой P/B -коэффициент в популяции окажется почти равным единице. По отношению к максимальной биомассе годовой P/B -коэффициент превышает единицу: 1,2–1,5 — у ламинарий и 1,65 — у фукусовых (1,3–2,0).

В дальнейшем подробный анализ определения продукции многолетней популяции можно представить по формуле возрастной группы

$$P/B_i = P_i/B_i \quad \text{или} \quad P/B_i = (B_i - B_{i-1})/B_i,$$

где i , возраст 1, 2, ..., 7 лет; N_i — число растений данного возраста в популяции; \bar{B}_i , \bar{W}_i — средняя масса одного растения; P_i — средняя продукция одного растения.

Таблица 19

Расчет продукции в зависимости от продолжительности жизни ламинарий

Возраст, годы	N экз.	W, г	(NW) _i , г/м ²	(W _i - W _{i-1})N за год	Δ W _i N _i за год	Δ W/W на год меньше
1	15	0,5	101	0,5 = 0,5 - 0	7,5 = 0,5 · 15	
2	8	85	378	84,5 = 85 - 0,5	700 = 84,5 · 8	169 = 84,5/0,5
3	7	175	542	90 = 175 - 85	630 = 90 · 7	1 = 90/85
4	5	247	435	72 = 247 - 175	360 = 72 · 5	0,4 = 72/175
5	5	320	588	73 = 320 - 247	365 = 73 · 5	0,3 = 73/247
6	2	418	198	98 = 418 - 320	196 = 98 · 2	0,25 = 98/320
7	1	531	154	113 = 532 - 418	113 = 113 · 1	113/418
8	0	1000	0	469 = 1000 - 531	0 = 469 · 0	

Примечание. Всего выросло за год на 1 м²: 7,5 + 700 + 630 + 360 + 365 + 196 + 113 = 2300 г (2371,5).

Годовая суммарная продукция растений всей популяции рассчитывается из общей массы всех (N_i) растений i -го возраста ($B_i N_i$), а также их общей продукции ($P_i N_i$).

Общая масса всех растений в популяции будет равна:

$$\sum_{i=1}^7 B = B_1 N_1 + B_2 N_2 + \dots + B_7 N_7,$$

а общая продукция: $P = P_1 N_1 + P_2 N_2 + \dots + P_7 N_7$.

Удельная продукция (в среднем) для всей популяции рассчитывается по формуле

$$P/B_{\text{ср}} = \frac{\sum_{i=1}^7 P_i N_i}{\sum_{i=1}^7 B_i N_i}.$$

Эта формула хотя несколько отличается от принятых расчетов, но сходна с подобными расчетами продукции водных растений и животных (Калугина-Гутник, 1975; Заика, 1970; Алимов, 1978). Суммирование данных за весь вегетационный сезон с учетом не только возрастных, но и сезонных особенностей экологии (глубины обитания) вида водоросли, ширины и густоты зарослей, дает возможность получить более реальные оценки годовой продукции.

Реальная продукция в популяции в вегетационный период выявлена с учетом сезонной динамики биомассы. Приняты во внимание годовые колебания длины, массы и занимаемой макрофитами площади прибрежья (Возжанинская и др., 1980).

В результате в группе ламинаревых водорослей годовая продукция каждого взрослого растения в среднем составит 0,57 кг (0,435–0,706) у ламинарии сахаристой; у другого вида – ламинарии пальчаторассеченной – взрослое растение продуцирует 0,59 кг (0,81–1,171) при средней массе первой 0,54 и второй 0,88 кг.

В популяции годовая продукция ламинарии сахаристой составит 4,5–5 кг/м², в пересчете на органический углерод: $B_w = 1,5$ кг, а $B_d = 150$ г $C_{\text{орг}}/м^2$ в год, или 1404 ккал/м² (B_w – масса сырая, B_d – масса

сухая). Ламинария пальчаторассеченная продуцирует $1,82 \text{ кг/м}^2$, в пересчете на органический углерод — $0,7 \text{ кг } C_{\text{орг}}/\text{м}^2$ (по B_w) и $56-76 \text{ г } C_{\text{орг}}/\text{м}^2$ в год (по B_d).

Как видно из этих данных, показатели реальной продукции ламинариевых довольно значительны, но ниже валовой первичной продукции. В литературе встречаются близкие нашим данным указания годовой продукции ламинарии (North, 1961; Kain, 1971; Marshall, 1970; Раймонт, 1983).

Годовая продукция популяции другой группы многолетних макрофитов — фукоидов — рассчитана по той же методике. В среднем в популяции *Fucus distichus* продуцируется $0,13 \text{ кг}$ массы с одного взрослого экземпляра, у *F. vesiculosus* — $0,275 \text{ кг}$, у его формы *f. giganteus* — $0,348 \text{ кг}$, у *F. serratus* — $0,115 \text{ кг}$, у *Ascophyllum nodosum* — $0,185 \text{ кг}$ (по B_w).

В пересчете на биомассу в популяции фукусовых годовая продукция составляет соответственно $2,4$; $2,9$; $3,7$; $0,7$; $3,8 \text{ кг/м}^2$ в год. В пересчете на органический углерод продукция составит соответственно $0,44$; $0,49$; $0,96$; $0,144$; $0,92$ (по B_d). Эти данные согласуются со сведениями других авторов (Charman et al., 1966). В энергетике годовая реальная продукция фукусовых представляется в пределах $2190,1-13479,8 \text{ ккал/м}^2/\text{год}$ (до 14850 ккал/год).

СРАВНЕНИЕ РАСЧЕТОВ ПРОДУКЦИИ МНОГОЛЕТНИХ ВОДОРОСЛЕЙ

Согласно нашим данным, за год вегетации в поясе ламинарий создается по валовой продукции в сумме $0,9 \text{ кг } C_{\text{орг}}/\text{м}^2$ ($0,25 \text{ кг } C_{\text{орг}}/\text{м}^2$ — *L. digitata*; $0,65 \text{ кг } C_{\text{орг}}/\text{м}^2$ — *L. saccharina*) (Возжинская, 1979) — около $10000 \text{ ккал/м}^2/\text{год}$. В сухих ламинариях содержится почти 30% органического углерода и получается, что $2,7-3,3 \text{ кг}$ сухой массы (B_d), в сырой массе — $27-33 \text{ кг/м}^2$ (B_w) — создается в поясе ламинарий по валовой продукции. Вместе с остальными видами пор. Laminales валовая продукция превысит $1,1 \text{ кг } C_{\text{орг}}/\text{м}^2$, или 34 кг/м^2 .

Дальнейший анализ показывает, что эти цифры можно сопоставить с данными по реальной продукции в зарослях ламинариевых водорослей. Так, суммарный (вегетативный и генеративный) годовой прирост составляет у ламинарий $6,32-7 \text{ кг/м}^2$ (Возжинская, 1979), максимальная биомасса за сезон — $20,6 \text{ кг/м}^2$, в некоторые годы — до $26,8 \text{ кг/м}^2$. При P/B -коэффициенте у ламинарий $1,35$ годовая продукция измеряется $24,7-28,8 \text{ кг/м}^2$ (до $32,16 \text{ кг/м}^2$) сырой массы. Расхождение валовой и реальной продукции составит около 10%.

У другой массовой группы макрофитов Белого моря — фукусовых валовая продукция в сумме составит $4,55-4,8 \text{ кг } C_{\text{орг}}/\text{м}^2$, или 45500 ккал/м^2 в год. Суммарная реальная продукция достигает $29,7 \text{ кг/м}^2$ на весь пояс этих водорослей. Реальная продукция рассчитана по $B_{\text{макс}} \times 1,65$ (P/B фукусовых). В сухих фукусовых содержится около 40% органического углерода — $11,37 \text{ кг/м}^2$ (сухой массы), или $34,11 \text{ кг/м}^2$ (сырой массы). Расхождение валовой и реальной продукции — 13–15% (табл. 20).

Исходя из полученных данных по продукции некоторых ведущих видов макрофитов Белого моря, мы сделали попытку рассчитать общую продук-

Таблица 20

Основные показатели продуктивности фукусовых Белого моря

Биомасса, продукция	<i>F. vesiculosus</i>	<i>F. distichus</i>	<i>F. serratus</i>	Ascorhyllum podosum
	<i>Средняя биомасса (кг/м²), сыр</i>			
Весенняя	2,5	1,65	0,8	2
Летняя	6	4,3	1,5	8
Осенняя	3,5	2,1	0,88	2,8
	<i>Валовая продукция (Р)</i>			
мг С/г/день	4,48 (42,63)	4,7 (39,91)	2,87 (34,08)	3,97 (49,6)
г С _{орг} /м ² /день	21,69 (115,5)	18,31 (97,6)	11	19,06 (143,5)
т/га · год (сухая масса)	1,5 (2,9)	1,3 (2,7)	0,5	1,8 (3,2)
кг С _{орг} /м ² · вегетативный период	1,2 (5,07)	1,4 (3,1)	0,3 (0,77)	1,9 (4,69)
кг/м берега	126	64	14	62
в поясе (г/га сырой массы)	22	15-20	5	15
Калорийность, гкал/м ² /год	2178	2011	1924	2329
Углерод органический, % сухой массы	36,9-42,4	39,9-40,7	38,07	29,8-37,02
Азот органический, % сухой массы	0,46-1,2	0,97-1,03	0,73	0,6

Примечание. В скобках — максимальные значения.

тивность пояса водорослей. Согласно исследованиям, пояс ламинариевых водорослей ограничивается в среднем глубиной 15 м. Тогда ориентировочно общая площадь зарослей может составить около 5% от всей площади акватории бассейна (от 1 до 7%). При годовой продукции в 24 (32) кг/м² этот пояс составит около 30000 (33000) ккал/м²/год. При вычислении продукции по отношению к бассейну мы допускаем, что фукусовые могут покрывать 3% его пространства, в основном в осушной зоне. Тогда, исходя из данных реальной продукции фукусовых водорослей, можно представить, что пояс этих доминантов осушной зоны создает в год 29,7 кг/м² (по B_w), что составит около 29000 ккал/м²/год.

Сопоставление данных по реальной и валовой продукции при разнице в 10–13% вполне оправдывает примененные нами методы расчетов продукции у донных водорослей.

Следует отметить, что мы не можем пока сопоставлять оба метода расчетов продукции с данными других исследователей, где указываются выборочные цифры, без сравнения, или только показатели биомассы. При максимальных значениях 26,8 кг/м² — для ламинарий и 21,8 кг/м² — для фукусовых, их реальная продукция с учетом P/B -коэффициента будет выше.

Цифровые показатели продуцируемого ведущими группами макрофитов органического вещества, вычисленного разными методами, выявляют, насколько важна их роль в прибрежной и шельфовой зонах такого мелководного бассейна, как Белое море. Судя по продукционным характеристикам донных макрофитов, именно фиталь, занимающая около 10 (15)% всей поверхности бассейна, оказывается основным поставщиком органического вещества и в бассейне.

При исследовании продуктивности макрофитов Белого моря значительный интерес представляли сравнительные характеристики продукции макро- и микрофитобентоса, фитопланктона. Сравнение с фитопланктоном проводилось по валовой продукции в целом. Для сравнения взяты данные по продукции фитопланктона, измеренной в бассейне в 60–70-е годы (Белая, Федоров, 1972; Кабанова, 1980; Хлебович, 1974). Выяснилось, что продукция донных макрофитов превышает продукцию фитопланктона в 20–50 раз (до 469 раз), а продукцию микрофитобентоса (Бондарчук, 1980) — в 40–55 (до 5 тыс.) раз. Максимальные данные по продукции получены только в отдельные годы.

Валовая продукция в Белом море составляет у макрофитобентоса 2,34–21,6 г С/м²/день; фитопланктона — 1–464 мг С/м²/день; микрофитобентоса — 0,6–4,1 мг С/м²/день.

Это обстоятельство дает и новый аспект сохранения прибрежной зоны Белого моря, пояса прибрежных донных макрофитов. Негативные изменения в экосистеме могут привести к исчезновению донной растительности. Может разрушиться важное звено в пищевой цепи не только шельфа, но и всего бассейна. Обитатели более глубоких зон могут лишиться важнейшего естественного источника органического вещества, продуцируемого донными водорослями. Фитопланктон в Белом море вряд ли в состоянии восполнить количество первичной продукции, необходимое для существования остального населения моря, причем не только донного, но и рыб и даже конечного звена пищевой цепи — морского зверя.

РАСТВОРЕННОЕ ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО (РОВ)

Нами в экспериментальных условиях было изучено прижизненное выделение различных органических соединений: углеводов, белков (табл. 21). Установлено, что в процессе выделения РОВ имеются некоторые характерные особенности. Во-первых, наблюдается резкий прирост органического вещества за 24 ч. Во-вторых, находясь в одинаковых условиях эксперимента (при одинаковой температуре воды и освещенности), разные виды обнаруживают существенные различия в количестве выделяемых органических соединений. В этом сказываются, по-видимому, видовые различия растений, а также их физиологическое состояние, влияющее на выделение органического вещества.

Например, обнаружено, что у ламинарий количество выделяемых углеводов выше, чем у ульвы, и достигает максимума через 48 ч, после чего наблюдается незначительное понижение. У ульвы отмечается значительный прирост азотсодержащих соединений: азота и белков; резкий прирост РОВ — за 24 ч, что согласуется с другими данными (Хайлов, 1964, 1967; Пешеходько, 1974; Пешеходько, Титлянов, 1980).

В экспериментальных условиях нельзя не учитывать различного по составу органического вещества, которое поступает в окружающую среду в процессе лизиса тканей. По данным, полученным нами в эксперименте, пока невозможно определить, какая часть экскреции водорослей обязана прижизненным физиологическим процессам и какая — лизису. У некоторых видов лизис отмирающих тканей происходит при жизни растений. Продукты лизиса входят в состав потока, называемого суммарным прижизненным выделением и составляющего, по К.М. Хайлову, более трети всей продукции водорослей, по В. Пешеходько, Э. Титлянову (1980) — всего 5%, по нашим данным — 10–12% (28%).

Таблица 21
Содержание РОВ в различных водорослях

Часы	N _{общ} , мг/л	С _{орг} , мг/л	Углеводы, мкг/л	Белки	
				высокомолекулярные, мкг/л	низкомолекулярные, мкг/л (с солями)
<i>Laminaria saccharina</i> (200 г)					
0	14,4	2,05	600	125	555
24	33,3	5,04	1700	—	—
48	81,0	6,72	3680	135	358
96	119,0	5,42	2750	290	110
<i>Ulva lactuca</i> (150 г)					
0	14,4	2,05	600	125	555
24	128,0	3,74	1275	—	—
48	105,0	3,74	1225	252	8
96	305,0	6,45	1150	468	88

Таблица 22

Содержание $C_{орг}$ и $N_{орг}$ (% от сухой массы) в беломорских фукусовых

Растение	$C_{орг}$	$N_{орг}$	Сухие вещества				
			1970 г.	1971 г.	1972 г.	1973 г.	1974 г.
<i>Fucus distichus</i>							
старые (4–6 лет)	36,2	2,99	17,73	14,1	10,8	14,21	13,82
молодые (1–2 года)	40,74	0,97	22,6	20,4	19,7	18,76	20,79
							(28,06)
<i>Fucus vesiculosus</i>							
1-го года	42,42	0,462	23,1	23,7	23,4	26,6	(25,92)
							22,39
взрослые (2–3 года)	38,07	0,73	31,0	15,3	26,1	25,1	12,8
старые (4–6 лет)	36,93	1,2					
<i>Ascophyllum nodosum</i>	37,02	0,59	36,6	25,0	23,5	20,3	10,41

Значительная часть органических веществ, содержащихся в живых талломах, по мере прохождения жизненного цикла переходит в водную среду в виде РОВ. Этот процесс идет с убывающей скоростью, пропорционально массе оставшегося в растениях материала. Но в экспериментальных условиях правило пропорциональности нарушается быстрым накоплением метаболитов в окружающей среде.

В целом беломорские макрофиты в процессе своей жизнедеятельности выделяют в окружающую среду значительное количество различных органических соединений, что необходимо учитывать в общей продукции, создаваемой поясом водорослей. Ориентировочно абсолютная величина выделения составляет 14–40 мг $C_{орг}$ /л воды, включая 0,6–2,75 мг/л углеводов; 14,4–305 мкг $N_{общ}$ /л в течение 2–4 сут.

Результаты анализа $C_{орг}$ и $N_{орг}$ в сухом веществе дают следующие результаты: $N_{орг}$ у *L. saccharina* и 675 г $C_{орг}$ и 49,5 г $N_{орг}$ у *L. digitata* от сухой массы растений, произрастающих у Соловецкого архипелага. Эти данные весьма близки к цифрам, вычисленным при изучении основных физиологических процессов водорослей (фотосинтеза и дыхания), т.е. при вычислении их первичной продукции: кг $C_{орг}$ /кг водоросли (табл. 22).

Роль ламинарий в создании и продуцировании органического вещества в растворенном виде (РОВ) и в детрите, по всей вероятности, является главенствующей в прибрежной зоне Белого моря. По предварительным исследованиям выделения РОВ (Возжинская и др., 1974), ламинарии выделяют значительное количество различных органических соединений (углеводов и белков), включаемых в продукционные процессы литорали. Следует учесть, что если 1/4–1/10 часть продукции ламинарий выделяется в виде РОВ в воду (Хайлов, 1960), тогда становится более ясной и разница в показателях прироста продукции в конце вегетационного сезона, поскольку значительная часть созданного водорослями органического вещества выделялась в окружающую среду – воду.

РОЛЬ МАКРОФИТОВ В ОСАДКОАКОПЛЕНИИ ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ

Темпы осадконакопления в осушной зоне неравномерны: в нижней литорали, где мощно развиты фукусовые и нитчатки (*Pyraella*, *Ectocarpus*, *Dictyosiphon*), обычно отмечается и более высокое содержание $C_{орг}$ — в 1,5–8,5 раз больше, чем в верхней литорали (табл. 23). Донные водоросли нижней литорали оказываются не только продуцентами органического вещества, но и механическим барьером, задерживающим поток органического детрита из супралиторали и верхнего горизонта литорали. Большое поступление органического вещества в детрит отмечается летом после спороношения фукусовых, когда отмирает 27–85% массы всего растения, что составляет 2–6,5 кг растительной массы на 1 м². (В слоевище фукусовых содержится 32,2–42,4% $C_{орг}$ от сухой массы). Почти столько же органического вещества поступает в детрит в конце лета при отмирании нитчаток. Содержание $C_{орг}$ в осадках нижнего горизонта сохраняется летом на одном уровне — 0,3–3,2%. Поступление органического вещества в прибрежный детрит за счет отмирания фитопланктона крайне незначительно (табл. 24).

Таблица 23

Содержание органических углерода ($C_{орг}$), азота (N), водорода (H)
в беломорских ламинариях (1972 г.)

Водоросль	Место сбора	Дата	Содержание, %		
			C	H	N
<i>L. saccharina</i>					
ЛС-1	ББС МГУ	20 июля	23,25	3,09	1,85
ЛС-2	Еремеевские острова	21 "	30,12	5,00	1,63
ЛС-3		22 "	36,84	6,07	1,37
ЛС-4	Соловецкие острова	24 "	32,75	5,08	1,34
ЛС-5		25 "	29,39	4,65	1,70
<i>L. digitata</i>					
ЛД-1	Еремеевские острова	22 июля	80,45	4,77	2,00
ЛД-2		24 "	29,88	4,88	1,74
ЛД-3	Соловецкие острова	25 "	31,97	4,85	2,61

Таблица 24

Содержание $C_{орг}$ в литоральном осадке, %
(Возжинская, Бубнова, 1974)

Горизонт литорали	Номер разреза					
	1	2	3	4	5	6
	Июнь			Июль		
Верхний	0,2	0,4	0,4	0,8	0,8	0,6
Нижний	1,7	3,2	2,9	1,2	1,3	0,3

Таблица 25

Гранулометрический состав осадков и содержание в них $C_{орг}$ (100 г осадка)

Номер разреза	Горизонт литорали	Содержание фракций осадка, %				Содержание $C_{орг}$	
		более 0,1 мм	0,1–0,05 мм	0,05–0,01 мм	менее 0,01 мм	мг/г сухого вещества	%
<i>Июнь</i>							
7+	Верхний	57,13	12,83	2,75	27,29	10,8	1,1
1–0,5 м	Нижний	56,03	21,29	1,29	21,39	17,3	1,7
8+	Верхний	67,44	14,44	1,71	15,98	7,4	0,7
0,5–1 м	Нижний	62,46	12,88	1,26	23,40	15,6	1,7
<i>Июль</i>							
8–9	Верхний	51,08	17,02	4,82	27,08	10,0	1,0
	Нижний	77,95	11,46	1,51	9,08	5,8	0,6
10	Верхний	43,91	13,39	3,75	38,95	6,4	0,6
	Нижний	78,90	11,13	1,17	8,80	6,2	0,6

В соответствии с количеством ОВ в осадках увеличивается и численность *Mасома*: 80–2760 экз./м² от верхнего до нижнего горизонта литорали (Семенова, 1974). Возможно, количество $C_{орг}$ в осадке вполне обеспечивает питание доминанта осушки популяции *Mасома*: 0,2–1,1% $C_{орг}$ – в верхней литорали и 1,6–3,3 $C_{орг}$ – в нижней (табл. 25).

В течение летнего периода поступление $C_{орг}$ в литоральные осадки довольно равномерно и достаточно интенсивно для обеспечения питания *Mасома baltica* (Семенова, 1974).

Беломорские макрофиты (фукусовые и нитчатки), биомасса которых в прибрежной зоне летом составляет 6–8 кг/м², служат, возможно, основным источником как растворенного органического вещества (РОВ), так и органического детрита (отмирающие талломы, рецептакулы, споры) в этой полосе.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС

Расход всей энергии, накопленной водорослями за счет валовой продукции суммарного фотосинтеза, происходит в нескольких направлениях: прежде всего энергия необходима для увеличения длины и массы слоевища, формирования органов размножения (спор и гамет), по-видимому, 0,3–0,5 энергии может быть истрачено на эти процессы прироста. Возможно также, что образование спор и гамет идет и с поглощением дополнительной энергии, кроме энергии, необходимой для образования органической массы спор. Летним расходом энергии на раннелетнюю элиминацию, вынос нерастворимого органического вещества в виде слущивания коры и других участков слоевища можно пренебречь. Слущивание коровых слоев таллома и его разрушение интенсивнее в осенне-зимний период: мало света и фотосинтез заторможен. Следовательно, процессы фотосинтеза и элиминации независимы. Значительная часть (0,1–0,25) энергии тратится на дыхание.

Следующим аспектом расхода энергии оказывается обмен с внешней средой — водой. В процессе жизнедеятельности водоросли выделяют органические вещества — РОВ. По нашим и литературным данным, их доля может составлять от 0,1 до 0,25 всей органической массы растений (Хайлов, 1967; Пешеходько и др., 1980).

Растение запасает питательные вещества (энергию). Существует отток и транспортировка ассимиляторов по слоевищу. Траты на эти процессы довольно значительны и составляют от 0,25 до 0,5 всей энергии. Масса макрофита увеличивается в нижних многолетних его участках, например в зоне роста, стволике, подошве. За счет этих накопленных веществ, составляющих 25—40% массы всего слоевища, и происходит весной его новый рост.

Накопление многочисленных ассимиляторов происходит к осени, в результате чего нижняя часть слоевища увеличивается в 2—5 (у некоторых до 10) раз по сравнению с весенними участками. Например, нижняя часть пластины у ламинарий утолщается в октябре—ноябре в 7—10 раз, стволика — в 2—3 раза, что составляет 25% всей массы.

Перечисленные выше процессы (дыхание, рост, размножение, отток) могут поглощать значительную часть энергии, накопленной в результате фотосинтеза. Возможны и другие аспекты расходов энергии.

Данная схема приводится впервые для морских водорослей. Мы учли в расчетах возможные аспекты расхода энергии, запасенной в результате кислородного обмена (фотосинтеза) донных водорослей. Эта схема может быть дополнена.

ОБЩАЯ ОЦЕНКА ПРОДУКТИВНОСТИ ДОННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

При оценке урожая донных водорослей необходимо различать два понятия: во-первых, общий урожай — запасы, масса которых накапливается в конце вегетации или моменту исследований. Во-вторых, истинный урожай, масса которого может быть изъята (промыслом) без потерь для будущего поколения; т.е. определенное количество массы, которое может быть изъято у популяции без нарушения ее способности компенсировать путем размножения биомассу, потерянную при сборе урожая. Именно этот момент должен быть определяющим в целях сохранения естественной сырьевой базы при интенсивном промышленном использовании полей с подводными зарослями промысловых макрофитов. Мы уже указывали на важность сохранения краевой зоны в зарослях ламинарий, которая обеспечивает сохранность наиболее продуктивных "маточников" для дальнейшего возобновления популяции.

В Белом море все 40 растительных ассоциаций взаимосвязаны и могут включаться в другие заросли в зависимости от различных экологических условий местообитания. Фитоценозы объединяются, таким образом, в 10—12 поясов растительности, которые располагаются один за другим по шельфу. В экспедициях 1965—1984 гг. мы выяснили состав основных растительных ассоциаций в Белом море. Известны их вертикальная зональность, биомасса, измеренная многократно на разрезах, вычислены средние значения массы и ширины зарослей с учетом поправок и колебания их значений, их запасы, урожайность и мощность зарослей. Можно определить массу

продукции растений на 1 м^2 за вегетацию и на погонный метр береговой зоны.

Суммарная оценка "урожайности" всего водорослевого пояса, по всей вероятности, должна исходить из суммы данных продукции какого-либо пояса, вычисленных на метры берега, а затем уже для моря (табл. 26).

Гипотетический осредненный разрез со всеми группировками растительности в действительности может и не иметь места, так как трудно найти на одном биотопе все группировки макрофитов. Однако он дает возможность сделать прогностические подсчеты для всего Белого моря. Эти подсчеты могут быть продублированы суммированием основных продуктивных видов. Основой для них служат показатели продукции доминантов растительности по сезонам, его суммарная продукция за всю вегетацию (P), его средняя биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$) в каждой из растительных ассоциаций, его средняя биомасса на одном погонном метре ($\text{г}/\text{м}$).

Общая продукция всего водорослевого пояса в Белом море составит $6,6\text{--}8,2 \text{ кг } C_{\text{орг}}/\text{м}^2$ за вегетационный период, или $43,9 \text{ кг } C_{\text{орг}}/\text{м}$. Валовая продукция каждой ассоциации в среднем — $0,6\text{--}1,1 \text{ кг } C_{\text{орг}}/\text{м}^2$ за то же время.

Ширина водорослевой зоны в Белом море, по нашим данным, $218 \pm 123 \text{ м}$, среднемаксимальная — до $1361\text{--}1551 \text{ м}$, максимальная — до 5 км ; средняя общая биомасса водорослей на 1 метр береговой линии достигает $1645,9 \pm 218,5 \text{ кг}$ (стандартная ошибка $13,5\%$) в сырой массе. В пересчете на органический углерод продукция составит $116,3 \text{ кг } C_{\text{орг}}/\text{год}$ на каждый метр берега, или $1163 \cdot 10^3 \text{ ккал}$ на погонный метр берега, покрытого зарослями водорослей.

Используя данные по фитоценотической структуре прибрежной зоны, по биомассе основных ассоциаций, площади и ширины их зарослей в фитали, мы рассчитали валовую, а затем реальную продукцию макрофитов в Белом море. В табл. 26 приведены итоговые данные по основным группам фитали. Если принять, что весь пояс ламинариевых (*Laminaria*, *Alaria*, *Chorda*, *Saccorhiza*) за вегетационный период может создать в сумме $16,8\text{--}25,7 \text{ кг } C_{\text{орг}}/\text{м}$ берега реальной продукции, тогда общая продукция в бассейне из зарослей составит $3,9 \cdot 10^7 \text{ кг } C_{\text{орг}}$ с 2300 м берега. Пояс фукусовых (*Pelvetia*, *Fucus*, *Ascophyllum*) за вегетацию создает $4,3\text{--}4,6 \text{ кг } C_{\text{орг}}/\text{м}$ берега. С побережий, где имеются заросли фукусовых, реальная продукция составит около $1,2 \cdot 10^7 \text{ кг } C_{\text{орг}}$.

Суммарная продукция и общая урожайность ламинарий в 2–3 раза выше; пояс ламинарий занимает больше пространства в фитали, чем фукусовые. На долю ламинариевых приходится $68,4\%$ всей массы ламинариевых с пояса водорослей. Все это свидетельствует об исключительно важной роли многолетних макрофитов в создании органического вещества в прибрежье, особенно в позднелетний период, когда образуется реальная продукция (рис. 41).

Высока "урожайность" нитчатых бурых водорослей. Принимая во внимание их релаксационные особенности продуцирования, можно полагать, что группа этих видов за вегетационный период продуцирует не менее $1,1 \text{ кг } C_{\text{орг}}/\text{м}^2$, или $5,4 \text{ кг } C_{\text{орг}}/\text{м}$ берега, что может составить около $1,24 \cdot 10^7 \text{ кг } C_{\text{орг}}$ для всего бассейна. Таким образом, вклад органической продукции, создаваемой нитчатками, равен общей продукции фукоидов. По общей мас-

Таблица 26

Зональность доминантов морской растительности, их продукция в Белом море
(наши данные 1965–1975 гг.)

Пояс, доминирующий вид	Ширина, м	Биомасса, В _W				Продукция/год	
		кг/м ²		кг/м берега	% от общей массы	кг С/м ²	кг С/м берега
		$\bar{V}_{ср}$	В _{пик}				
1	2	3	4	5	6	7	8
Фукусовые (Fucus, Ascophyllum, Pelvetia)	23 ± 8	3,9 ± 0,9	18 ± 1,5	267,7 ± 53,2	17	5,3 ± 0,4	7,1
Fucus vesiculosus	22 ± 11	4,6 ± 1,3	18	126 ±	8,2	2 ± 0,3	4,8
Ascophyllum nodosum	15 ± 2	5 ± 0,6	16	62	3,8	2,6 ± 0,2	7,1
Нитчатые формы							
зеленые водоросли	19 ± 1,5	0,8 ± 0,1		39,2 ± 1,3	2,5	0,6 ± 0,2	0,9
бурые водоросли	22 ± 4	1,2 ± 0,15	2,3	110 ± 1,2	7,5	1,1 ± 0,1	5,4
Красные водоросли литорали							
Anfeltaia, Furcellaria, Palmaria	14 ± 9	1,1 ± 0,2	—	41 ± 0,9	2,8	0,8	
Ламинариевые							
Laminaria saccharina	130 ± 54	5 ± 0,7	21,7 ± 0,8	545 ± 106	32	1,57	12,8
L. digitata	43 ± 8	2,5 ± 0,3	18 ± 0,7	525 ± 118	30	2,6 ± 0,1	10,2
Виды Alaria, Chorda, Saccorhiza	28 ± 6,5	1,3 ± 0,4	8 ± 0,3	73 ± 8	6,4	0,4 ± 0,05	2,7
Красные водоросли сублиторали							
Phyllophora, Ptilota	125 ± 11	0,01	0,04	45 ± 3	0,2–2,3	0,1	
В целом для всего берега	1551	46,5		1575	100	9,01	49,5
В среднем	100–155	4,1		157		1,06	4,8

се нитчатки уступают фукусовым, составляя 2,5–7,5% от всей массы растительности, в то время как фукусовые – 17% (рис. 41).

Доля красных водорослей в создании общей биомассы невелика: в литорали их масса не превышает 2,8% от всей растительной массы, в сублиторали – 0,2–2,3%. Продукция их соответственно – 0,8–0,03 кг $C_{орг}/м^2$

Глава VII

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДОННЫХ МАКРОФИТОВ БЕЛОГО МОРЯ, РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА ЕГО РЕСУРСОВ, МАРИКУЛЬТУРА

Донные макрофиты широко используются в народном хозяйстве и промышленности. Применение получаемых из них продуктов разнообразно: в медицине, парфюмерии (агары, агароиды, альгинаты, маннит, гликозиды), в пищевом и кондитерском производствах (фурцелларан, агар, альгинаты), в лакокрасочной, нефтяной, текстильной промышленности (альгинаты), агропромышленности (комбикорма для скота и птицы, обогащенные микроэлементами удобрения). Об использовании морских растений неоднократно писали как в научных, так и популярных изданиях (Е. Зинова, 1929; Чэпмен, 1953; Scagel, 1961; Возжинская и др., 1971; Коптяева, Казьмин, 1972; Кизеветтер и др., 1981; Ведерников, 1935).

ПЕРЕЧЕНЬ ПРИМЕНЕНИЯ ДОННЫХ МАКРОФИТОВ

Многие виды донных водорослей являются сырьем для ценных в народном хозяйстве продуктов. Приводим перечень главных продуктов, которые непосредственно получают в результате использования подводных зарослей.

Продукты, получаемые из морских водорослей

Область использования	Продукты
Пищевая промышленность, производство продуктов питания	Желирующие вещества: для кондитерских изделий (начинка конфет, пастилы, зефир, мармелад), майонез, мороженое, шербеты, цукаты, консервы, пищевая морская капуста, сгущенные сливки
Медицина	Изготовление твердых сред в микробиологии, лекарственных эмульсий от ожогов, повязки на ранах; слабительных средств, витаминных препаратов группы провитамина А, В, В ₁₂ , С и К, органических йодистых соединений и ряда микроэлементов – легкоусваиваемый J ₂ , К, Na, P, Mg, Br. Получение ценного и дефицитного лекарственного средства при ряде заболеваний

Сельское хозяйство	Органические и минеральные удобрения с микроэлементами (калий, фосфор, азот и др.) ; водорослевая крупка для подкормки крупного рогатого скота, при выращивании свиней, птицы (корма, зеленые удобрения)
Рыбное хозяйство	Зеленый свежий корм, детрит, пояс.защиты, нереста, убежища (для молоди рыб, прибрежных беспозвоночных) . Массовое промышленное сырье
Энергетика	Добыча биогаза, углеводородов, различные энергоносители
Автомобильная промышленность	Краски, лаки
Текстильная промышленность	Пропитка тканей, краски
Бумажная промышленность	Бумагопечатание, краски, бумага
Парфюмерия	Изготовление кремов, паст, лосьонов, высококачественных зубных паст
Нефтяная промышленность	Изготовление связывающих растворов при бурении скважин
Мебельная промышленность	Из зостеры: изготовление бумаги; упаковка хрупких предметов (стекла, радиоламп), набивка мягкой высококачественной мебели. Единственные индикаторы ряда вредных веществ, а также естественные "аккумуляторы"
Биоочистка	При сточных загрязнениях.

В Белом море с 1918 г. существует водорослевой промысел, который стал обширной отраслью морской и рыбной промышленности на севере СССР. На многих беломорских побережьях имеются промышленные участки по добыче морских водорослей — ламинарий, анфельции и фукоидов.

В 80-е годы вошел в строй новый Архангельский водорослевый комбинат (АВК), перерабатывающий растительное сырье и выпускающий лучший в стране альгинат натрия и маннит. На Соловецких островах (Соловецкое водорослевое хозяйство) начинает работать агаровый завод на реконструированном оборудовании.

В связи с этим потребуется значительное количество водорослевого сырья, добыча которого должна вырасти в три с лишним раза. Тогда, например, производство высококачественного агара может возрасти с 30 до 100 т, а производство альгината достигнуть 300 т, что необходимо для народного хозяйства.

Располагает ли Белое море достаточным сырьем, чтобы обеспечить водорослевую промышленность при условии охраны окружающей среды и защиты ее ресурсов от истощения? Это было одной из задач наших исследований, где мы постарались сопоставить научные и промышленные аспекты этой важной в народном хозяйстве проблемы.

ЗАПАСЫ ДОННЫХ МАКРОФИТОВ, ИМЕЮЩИХ ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Из всех видов донных растений, встречающихся в Белом море, промышленностью используется только семь: два вида ламинарий, три вида фукуса, аскофиллум и анфельция. Растительные запасы Беломорья оценивались неоднократно начиная с 30-х годов текущего столетия. Вначале запасы донных водорослей были оценены в 1,7 млн т¹ (по обследованной К.П. Гемп площади в 1000 км²), позднее (В. Кузнецов, 1960) — в 1,5 млн т.

В 50-е годы общие запасы водорослей и трав Белого моря приравниваются к 1,8 млн т (Гемп, 1962). Из них на ламинарии приходится 800 тыс. т, на фукусы и аскофиллум — 350 тыс. т, на анфельцию — 14 тыс. т, на зоостеру — 400 тыс. т. В табл. 27 приводятся данные запасов по годам.

В 1960—1970 гг. запасы донных макрофитов изменились за счет сокращения ресурсов в Кандалакшском и Двинском заливах (Коренников, Макаров, 1980). Подсчеты промысловых видов привели С.П. Коренникова (1982) к выводу о значительных запасах только в Онежском заливе Белого моря; изменение промысловых запасов он связывает как с гидродинамическим режимом (потепление Арктики), так и с перераспределением площадей с зарослями водорослей.

Проведенное ПИНРО в 80-е годы (Сорокин, Ванюхин, 1985) гидробиологическое картирование при помощи аэрофотосъемки выявляет, однако, увеличение общих запасов растительности в два с лишним раза.

В табл. 27 представлены данные по запасам основных промысловых групп водорослей — ламинариевых, фукусовых и анфельции в трех заливах, где производится интенсивная их добыча. Из таблицы видно, что общие запасы донных водорослей имеют значительные колебания: в 50-е годы — 338,6 тыс. т, в 70-е годы — 409—414 тыс. т (в основном за счет запасов в Онежском заливе), в 80-е годы — 983,3 тыс. т.

Запасы водорослей по заливам распределены неравномерно: запасы в Кандалакшском и Двинском заливах в 70-е годы уменьшились в 5—10 раз по сравнению с 30—50-ми годами, в Онежском заливе они увеличились за этот же период за счет ламинарий почти в 1,5 раза. Наибольшие изменения произошли в 70-е годы с запасами фукоидов и анфельции: запасы первых уменьшились на треть, а запасы второй — в два с половиной раза по сравнению с 50-ми годами.

В 80-е годы запасы всех водорослей увеличиваются. Так, запасы ламинариевых увеличились почти в два раза, фукусовых — в пять раз, анфельции — в три раза по сравнению с 70-ми годами.

Указанные колебания запасов промысловых видов водорослей вряд ли возможно объяснить изменением донного рельефа или воздействием материкового сноса реками и размыва грунтов течениями. Такие изменения ярко выражены только в местах впадения крупных и малых рек (Медведев, 1972): Двинский, Мезенский заливы, кутовые участки других заливов Белого моря. Особенности растительности участков с изменяющимся наносным слоем дна проанализированы нами в других гла-

¹ Запасы приводятся в сырой массе.

Таблица 27

Запасы донных водорослей в промысловых районах Белого моря
за 1930–1984 гг. в тыс. т. сырой массы

Годы исследований	Ламинариевые			Фукусовые		
	I	II	III	I	II	III
30–50-е (по: Гемп, 1962)	22	170,9 236,8	43,9	2,8	67,2 93,4	23,4
70-е (Коренников, 1982)	5,3	325,7 338,8–340	9,0	0,8	59,3 60,5–64,3	4,2
80-е (Сорокин, Ванюхин, 1985)		643,8			329,7	

Годы исследований	Анфельция			Общее		
	I	II	III	I	II	III
30–50-е (по: Гемп, 1962)	1,6	3,9 8,4	2,9	26,4	242 338,6	70,2
70-е (Коренников, 1982)	0,1	2,9 3,5	0,5	8,4	387,9 4009,6–414,5	18,2
80-е (Сорокин, Ванюхин, 1985)		9,8			983	

Примечание. I – Двинский залив; II – Онежский залив; III – Кандалакшский залив.

вах. Особенности растительности в этих местах отличаются от растительности других промысловых участков. В меньшей степени сокращение запасов обусловлено перераспределением грунтов в открытых и слабозащищенных от волнения участках побережья, где вообще мало промысловых форм.

Вряд ли следует придавать определяющее значение и гидродинамическому фактору, вызвавшему сокращение запасов в 70-е годы (Коренников, 1982). Этот фактор имеет локальный характер. За наблюдаемый нами период резких изменений в гидрологии бассейна не было, его гидрологическая структура принципиально не менялась (Крейман, 1982).

Наши работы на берегах Белого моря, а также обследование водорослевых промыслов по просьбе АВК и Соловецкого государственного заповедника привели нас к выводу о существовании не только сезонных, но и межгодовых колебаний биомассы водорослей.

Заросли водорослей, как установлено нами, претерпевают соответственно межгодовые изменения, касающиеся возрастных, размерных и продукционных характеристик. Они зависят не только от биологических особенностей вида, но и от климатических показателей того или иного года: мощности ледового покрова, сроков таяния льда, затяжной или ускоренной весны, обилия речного стока с биогенами, количества солнечных и пасмурных дней, среднегодовых температур воздуха и воды, чере-

дования теплых, холодных, умеренных лет. Эти факторы прямо или косвенно влияют на сроки созревания и размножения, на рост и накопление массы водорослей. Их "урожай" в итоге и возможность изъятия "урожая" без ущерба для зарослей оказываются разными в различные годы. Рациональное использование ресурсов возможно только с учетом климатических обоснований заготовок.

Сопоставив сезонные и годовые накопления массы с цифрами заготовок АВК водорослей и составив своего рода прогностические кривые, мы приходим к выводу, что наиболее урожайными годами являются умеренные по метеорологическим условиям годы. Наименее урожайными оказываются годы при поздней весне и следующие после ранней осени. В малоурожайные годы, растения имеют сокращенные сроки вегетации и накопления массы, меньшее число экземпляров созревает за короткую вегетацию и меньшее число растений остается на зиму до следующего года.

При современном состоянии водорослевых ресурсов необходимо прежде всего учитывать межгодовые и сезонные их колебания, отражающиеся на площади зарослей, их ширине, общем состоянии ресурсов. Межгодовая изменчивость состояния запасов обуславливает и соответствующие коррективы в планах заготовок, требующих дополнительных пересмотров и даже ограничений в неурожайные годы.

ВОЗДЕЙСТВИЕ АНТРОПОГЕННОГО ФАКТОРА НА ДОННУЮ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

В последние два десятилетия усилилось влияние антропогенного воздействия на прибрежную флору. Промысел водорослей следует рассматривать одновременно с его последствием. Добыча ведется в прибрежной зоне, где насчитывается полтора-два десятка растительных ассоциаций и производится выкос водорослей.

Промысел ведется в самой плодородной зоне моря. При этом не только добываются промысловые растения, но и затрагиваются при их драгировке другие сообщества, а также естественный субстрат. Нерациональная эксплуатация подводных полей, ежегодные заготовки в одних и тех же участках, работы механических драг типа "паук" приводят к подрыву и даже к разрушению естественных популяций и последующему заселению освободившихся площадей "сорными" нитчатыми водорослями в ряде участков.

Так, в районе Соловецкого архипелага (пос. Реболда) мы наблюдали негативное воздействие перелова промысловых водорослей на структуру донного населения прибрежной зоны за 1969—1984 гг.

Нами установлено, что драгами, добывающими водоросли до глубины 8—10 м, захватывается до 30—40% субстрата вместе с растениями (галки, гравия и даже мелких валунов) по отношению к массе изымаемых из воды водорослей. Камни отделяются от растений, выбрасываются в воду или вывозятся на берег. Выяснилось, что только в Онежском заливе ежегодно изымается до 300 т камней. Буксируемая по дну драга не только сволакивает все, что попадает под ее зубцы, но и нарушает структуру дна, разрушает донные сообщества: драгой поднимаются заросли

ламинарий. При этом погибает много молодых спорофитов, срезаются фрагменты более крупных маточных экземпляров, повреждаются многие слоевища. При таком методе добычи естественные запасы истощаются.

Изъятие каменистого субстрата делает дно непригодным не только для обитания водорослей, преимущественно ламинарий, но и приводит к взмучиванию прибрежных вод, что вызывает прекращение фотосинтеза и восстановления слоевища. Возобновление зарослей на каменистых субстратах происходит, по нашим наблюдениям, через 2–3 года, а на рыхлых грунтах возобновляется только мелкая "сорная" растительность с коротким вегетативным циклом развития.

Существенно влиянием загрязнений, особенно заметное в портовых акваториях (Кандалакша, Кемь, Соловки и другие порты). Нами прослежены изменения в акватории порта Соловки. Согласно литературным данным (Е. Зинова, 1929), в начале века в районе Соловков насчитывалось 92 вида водорослей, в 1965 г., по нашим данным, — даже 94 вида. Позднее происходит значительное уменьшение как числа видов, так и водорослевых ассоциаций. К 80-м годам число видов сократилось до 26. Список исчезнувших видов включает такие виды, как ламинария, фукусовые, анфельция, филлофора, пальмария и др. Уменьшилась в 5 раз и биомасса: вместо 8,1 кг/м² всего 1,4 кг/м². На том же месте развились в основном олигосапробные формы, различные нитчатые бурые водоросли, энтероморфы, церамииум.

О воздействии загрязнения на донную флору указывалось неоднократно (Алфимов, 1962; Гемп, 1962; Громов, 1974; Еременко, 1969, 1974; Сарочан, 1962). Изменение и обеднение морской флоры в Белом море отмечаются и нами в местах стока промышленных отходов. В участках с предприятиями по рыбообрабатывающей промышленности и лесосплавом наблюдаются даже заморы донного населения с резким выделением сероводорода.

Скопления гниющих остатков водорослевой и травянистой растительности превращаются в так называемую "няшу" — топкую и вязкую массу, перемешанную с песком и илом, содержащую черно-желтые растительные остатки с массой неразложившихся из-за недостатка кислорода фрагментов, иногда покрытой белым налетом сапрофитных грибов типа сапролегния (Артемчук, 1981).

Следует отметить, что развитию мукоровых грибов подвержены гидросооружения и с марикультурой в мало аэрируемых местах. Для борьбы с грибами нами рекомендуется периодическое заглубление садков и сетей с марикультурой.

ДОБЫЧА ВОДОРΟΣЛЕЙ

Архангельским водорослевым комбинатом (АВК) нам была представлена возможность наблюдений и обследования водорослевых промыслов и участков добычи водорослей на Белом море. В Кандалакшском и Онежском заливах водоросли добывают драгами, косами и канзой. Производится сбор выбросов. Выяснилось, что добываются в основном самые крупные, 3–4-летние экземпляры *L. digitata* и *L. saccharina*. Добыча производится вручную на небольшой глубине (1,5–2 м), что обус-

довлено размерами косы и канзы, срезающих водоросли. Первый вид хотя имеет большую массу, но растет глубже и плотнее прикрепляется. Местные орудия добычи ее часто не затрагивают. Этот же вид растет в верхних горизонтах пояса только на быстрых течениях (например, Малая Муксалма).

Выкос водорослей ведется на одних и тех же участках, нередко без предварительного их осмотра, часто "вслепую", обычно в малую воду. Добытые из моря водоросли сушат до определенного процента влажности на вешалах, затем упаковывают в кипы (50 кг сухой массы) и перевозят на транспортных судах в г. Архангельск, где водоросли подвергаются различной обработке на Водорослевом комбинате для получения агара, альгината натрия, маннита и крупки.

При добыче драгой изымается довольно много водорослей со дна. Однако первоначальный эффект значительного улова впоследствии принимает иной оборот. Механическая добыча с помощью регулируемого управления глубины укуса растений (типа морских комбайнов) экономически представляется наиболее выгодной.

Выборочный улов водорослей, ведущийся рыбаками косой и канзой, не подрывает естественных ресурсов во всех районах побережья. Весьма ценным явилось бы выкашивание талломов водорослей выше зоны их роста в основании пластины, что обеспечивало бы ее дополнительный отрост, но это могут сделать только водолазы. При выкашивании же сверху обычно удобнее срезать ламинарии по середине стволика вместе с зоной роста, и отроста листовой пластины вновь не происходит. При подводных погружениях мы часто наблюдали срезанные старые стволики ламинарий, не образующих новых пластин и загнивающих со срединной части. Они служат лишь субстратом для колоний сорных нитчатых водорослей. Их необходимо удалять.

РЕКОМЕНДАЦИИ ПО РАЦИОНАЛЬНОМУ ИСПОЛЬЗОВАНИЮ ВОДОРосЛЕЙ, ОХРАНА РЕСУРСОВ В БЕЛОМ МОРЕ

Для успешного ведения водорослевого хозяйства рекомендуются следующие меры.

1. При составлении многолетних планов необходимо выявление зарослей, пригодных для промысла, с помощью аэрофотосъемки с последующим дешифрированием снимков, с 4–5-летним циклом повторных съемок. Разработка новых участков для промысла.

2. Картографирование и установление контуров промысловых участков с указанием очередности выкоса по годам.

3. Размножение ламинарий наступает обычно в конце июня – июле, поэтому раньше этих сроков нельзя добывать водоросли, укос следует начинать в июле–августе. Сроки должны быть скользящими и установленными ежегодно согласно гидрометеорологическим условиям.

4. Необходимо предварительно обследовать степень зрелости водорослей. Если не созрели споры, то и преждевременный выкос может пагубно отразиться на будущем поколении.

5. Размножение фукусовых наступает у разных видов в июле–августе.

Сроки их добычи также должны сопоставляться с созреванием их гамет в рецептакулах. Рекомендации по выкосу фукусовых идентичны добыче ламинарий.

6. Для прорастания спор и гамет водорослей, их дальнейшего развития пригоден только твердый грунт. Следует признать необходимым затопление камней, гальки, валунов на глубинах до 10 м в качестве дополнительного субстрата для закрепления и дальнейшего развития водорослей, особенно в местах добычи ламинарий и в местах ее искусственного разведения.

7. Признать добычу водорослей глубже 10 м (самой низкой границы массовых зарослей) нерентабельной. Выкос должен производиться по всей ширине зарослей от 1 до 10 м на заранее установленной полосе промысла.

8. Подрыва естественных запасов водорослевого сырья можно избежать, если больше собирать штормовые выбросы на побережье, в том числе на новых регионах. Как правило, выбросы — естественная убыль в популяции растений к осени. В этот период слоевище богаче ассимилянтами, отмечается и больший выход агара из осенних экземпляров анфельции.

9. Важно на эксплуатируемых участках под маточки оставлять не менее 30% взрослых растений (в Соловецких островах — 25%) всех ламинариевых зарослей.

10. В качестве охранных мер по содержанию промыслового постоянно действующего поля водорослей необходимо ввести межгодовую квоту вылова по прогнозам урожайности.

11. Ввести чередование полей промысла ламинарий и анфельции с последующей эксплуатацией их через два года на третий (согласовано с СевПИПРО), в соответствии с биологическими особенностями растений.

12. Рекомендовать выборочное выкашивание водорослей, сборы растений с помощью водолазов подобно сбору губок, трепангов в ряде других бассейнов.

13. Создание широкой сети марикультуры ценных видов макрофитов — анфельции, ламинарий, фукоидов, зостеры — что позволит сохранить природные ресурсы и значительно увеличить занимаемые ими объем площади дна и пространства шельфа.

14. Расчеты по эмпирическим данным, выбранным в типичных по продуктивности модельных участках, позволяют вычислять достаточно близко прогнозы и по добыче водорослей. Примененные нами расчеты просты и доступны и представляют собой вспомогательное средство для персонала промысловых организаций как для типичных участков, так и для мест с разной степенью ожидаемого урожая.

МАРИКУЛЬТУРА ДОННЫХ МАКРОФИТОВ

Марикультура полезных для использования видов растений приобретает в 80-е годы массовое развитие как в СССР, так и в других странах. Белое море — один из бассейнов, где не только существует промысел морских объектов, но и в целях повышения биологической продуктивности бассейна и поисков дополнительных источников ресурсов для полу-

чения продуктов питания и сырья для промышленности интенсивно раз-
вивается марикультура таких ценных объектов, как водоросли (Возжин-
ская и др., 1971), мидии (Кулаковский, Кунин, 1983) и сельдь (Иван-
ченко, 1983).

В нашей стране марикультура макрофитов — молодая отрасль про-
мышленности. В будущем марикультура станет весьма прибыльной. Более
развито это направление в дальневосточных морях, где издавна ведется
разведение водорослей (Китай, Япония и др.). В СССР перспективны
и культивируются такие макрофиты, как ламинария, анфельция, граци-
лярия, филлофора. (Буянкина, 1977; Возжинская, 1982, 1983; Калугина-
Гутник, Миронова, 1983; Макаров, 1983; Максимова, 1983; Силки, 1983).

По данным ФАО (FAO, 1984), марикультура водорослей составляет
2,2 млн т в год, или более 30% от всей мировой марикультуры. Объем
культивируемых бурых водорослей насчитывает почти две трети (70%)
от всех добываемых.

В последние годы марикультура водорослей считается одним из важ-
нейших и перспективных направлений марикультуры (Цапко, 1971),
так как при большом спросе на водорослевое сырье эта отрасль делает
независимым производство от естественной сырьевой базы, при условии
соответствующих капиталовложений на развитие марикультуры. Перс-
пективна интенсификация марикультуры при создании научных биоло-
гических основ ведения марикультуры, разработка научных методов
аквакультуры водорослей (Силкин, 1983), создание поликультуры с
беспозвоночными (Жаминер, Вольская, 1983; Возжинская, 1985). Использо-
вание обширных площадей шельфа (морского и океанического), при-
менение различных видов в качестве объектов культивирования с высо-
кими пищевыми и лечебными показателями — все это делает марикульту-
ру более рентабельной, чем промысел в водах Мирового океана, а также
одним из перспективных направлений в биологической морской науке
(Smith, 1982; Wileox, 1982).

Значительных успехов в выращивании, селекции наиболее продуктив-
ных форм, стимуляции роста, результатов в борьбе с заболеваниями мор-
ской капусты достигли в Китае (Cai Pei-Xian, 1983; Jseng, 1981). Общее
производство морской капусты в КНР составляет 280 тыс. т в год.

Ведутся научные разработки марикультуры в береговых бассейновых
фермах Балтийского моря с подогревом солнечной энергией (ФРГ, Дания),
искусственного апвеллинга с подтоком обогащенных вод (ЮО ИОАН).
Считается перспективным создание и плавучих платформ с управляемым
хозяйством типа рыбоводного завода (в Норвегии), а также ферм, распо-
ложенных в открытом море, предпочтительно в зонах апвеллинга (Ку-
черук, 1985; North, 1979).

ЛАМИНАРИИ

Мелководность и наличие шхер на западных побережьях Белого моря,
высокая освещенность в полярный день, достаточный прогрев вод в летний
период создают сравнительно благоприятные условия для искусственного
разведения донных макрофитов, особенно массовых видов, которые ис-
пользуются промыслом: ламинарии, анфельция, фукусовые.

Наши исследования роста и развития этих водорослей на экспериментальных площадках в течение ряда лет выявляют оптимальные условия для создания их массовых зарослей и культивирования (Возжинская, 1977б; Максимова, 1980). Культивирование ламинарий ведется в опытно-промышленных масштабах в районе Соловецкого архипелага на базе Соловецкого водорослевого хозяйства начиная с 1983 г. (ИО АН СССР и СевПИПРО). Основой послужили первые опытные экспериментальные плантации, заложенные автором и В.Н. Макаровым в 1973 и 1975 гг.

Для разведения ламинарий обычно используют биотехнику, разработанную для выращивания ламинарии японской. Основные этапы разведения ламинарий: выбор участка для установки подводного сооружения (металлический или бетонный каркас с канатами, оттяжками, якорями, буйками), который закладывается водолазами; канаты-поводцы расплетаются для оседания и поселения спор на поверхности субстрата.

В качестве "маточных" растений предпочтительны зрелые и здоровые 3–4-летние экземпляры, достигающие в конце июля – августе "пика" массы. Отобранные экземпляры выдерживались в прохладном (не выше 15°) влажном (85%-ной влажности) помещении, без доступа солнечных лучей и воды, для стимуляции и одновременного выхода зооспор. Если в поле зрения, под микроскопом, в капле воды, взятой с поверхности спорангия, находилось 30–50 зооспор, то стимуляция считалась законченной, длилась она не более 20 ч.

После стимуляции субстрат (расплетенные канаты) или камни (из плантаций – "морских огородов") и маточные слоевища выдерживались совместно в лодках (чанах, сетках) в течение 1–2 сут. Затем субстрат выставлялся в море, и через 2–3 недели проводились первые контрольные наблюдения. Считалось, что этого срока достаточно для прохождения всего цикла размножения: прорастания спор, развития гаметофитов, их оплодотворения и появления спорофитов. Через 5–7 недель полярного дня сеголетки-спорофиты были вполне различимы.

Для интенсивного роста и развития ламинарий были важны постоянный контроль и прореживание молодых спорофитов, а также установленные сооружения в проточных участках для "подкормки" растений.

Особенностью всех гидросооружений с марикультурой является массовое зарастание нежелательными для марикультуры гидробионтами: гидроидами, мшанками и поселений колониальных диатомовых и нитчатых бурых водорослей (Бондарчук и др., 1985). Массовость развития этих "сорных" примесей на плантациях с марикультурой ламинарий в Соловках наблюдали А.В. Чистикова (устное сообщение) летом 1984 г. и Н.В. Денисенко (1985).

Интенсивное развитие марикультуры ламинарий предполагает отдельное выращивание рассады ламинарий. Возможно, рассада ламинарий, выращенная в специальных закрытых помещениях, при оптимальных условиях с последующей высадкой в море и дальнейшая ее селекция создадут предпосылки для получения высокопродуктивных прибрежных хозяйств с более значительным урожаем, чем при обычном сборе промысловых зарослей в водоеме. Урожай с искусственных сооружений, полученный указанными методиками выращивания, собирали спустя 1,5–2 года после вывешивания канатов-поводцов на каркасе в море. Под-

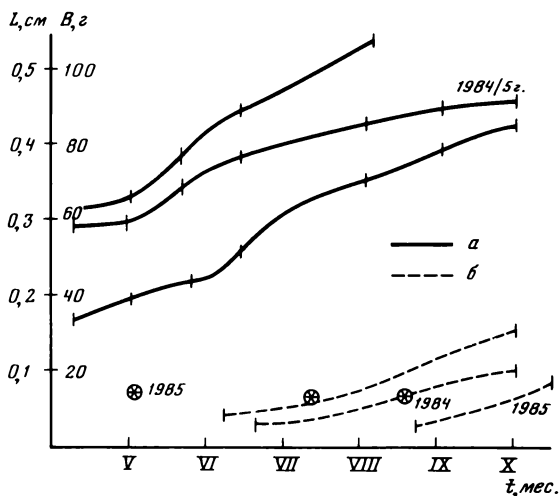


Рис. 42. Рост спорофитов ламинарий после высадки их из рассады различных сроков *a* — из летних спор; *б* — из осенних и весенних спор (зооспоры—гаметофиты—спорофиты). Кружочком отмечены время сборов и посевов спор (марикультура ламинарий)

считано, что с плантации марикультуры ламинарий, например, в 1985 г. было снято более 20 т/га.

Одной из мер воздействия на стимулирование роста ламинарий при ее искусственном разведении является отбор спелых маточников (созревание в июле—августе). Проросшие из их наиболее жизнестойких спор гаметофиты и после оплодотворения — новые спорофиты отличались ускоренными показателями роста по сравнению со спорофитами, появившимися ранним летом из осенних и зимних гаметофитов. На рис. 42 отражен рост спорофитов, выращенных нами на площадках в 1984—1985 гг. Видно, что темп роста спорофитов различается в зависимости от исходного материала — высева и прорастания летних и зимних спор. У последних отмечается более замедленное развитие, чем у первых. Это обстоятельство важно учитывать при разведении ламинарий на плантациях Белого моря и брать в качестве "посевного" материала 3—4-летние экземпляры летне-осенней спелости.

Полученные нами данные на экспериментальных плантациях по продукционным характеристикам и возможности прогнозирования урожая в метеоусловиях года выявляют наиболее высокопродуктивный вид (*L. digitata*) в качестве наиболее перспективного вида для марикультуры Белого моря.

АНФЕЛЬЦИЯ

В условиях Белого моря перспективной оказывается и анфельция — ценнейший агаронос в отечественных водах. Наши данные по скорости роста и другим биологическим особенностям в местах промысла приводят к выводу о сравнительно медленном возобновлении зарослей в

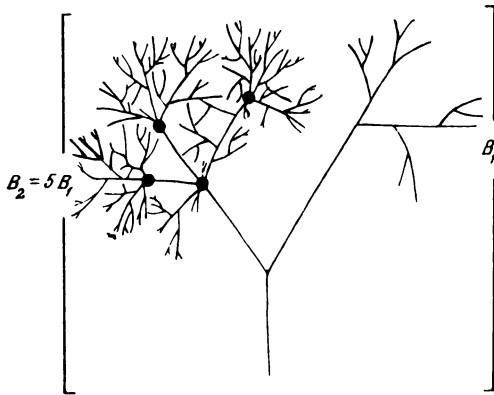


Рис. 43. Рост афелиции при стимуляции механическим воздействием слоевища

Показано увеличение дополнительных новых веточек (мариккультура афелиции)

условиях интенсивной добычи. Анфелиция восстанавливает свои заросли через 3–4 года в районе драгировок при условии сохранения экотопа: каменистый субстрат, защита от прямого воздействия прибоя зарослями более крупных водорослей, аэрация течениями, отсутствие застойных явлений.

Беломорская афелиция растет значительно быстрее дальневосточной (Буторин, Титлянова и др., 1980; Макиенко, 1980). Так, беломорская афелиция в год отрастает на 3–5 см в длину, в то время как дальневосточная — не более 1 см в длину (0,84 см). Значительный ее прирост наблюдался в искусственных садках или аквариумах при воздействии подкормки среды и освещения, где до 12 раз увеличивался прирост слоевища. Для оптимизации роста при разведении в мариккультуре учитывались особенности роста афелиции: массовое нарастание новых ветвей в разных направлениях слоевища, помимо его верхушечного роста, своеобразный "фонтанный" рост многочисленных разветвлений. Новые регенерации или образования типа каллусных появляются в местах повреждений слоевища (Гемп, Золотова, 1966).

Мы провели искусственную стимуляцию роста афелиции в природных условиях, на опытных площадках и в садках по искусственному разведению афелиции. В начале лета на слоевище афелиции были нанесены насечки. Спустя 10–14 дней в этих местах появились крохотные новые образования, превратившиеся в конце лета в многочисленные дополнительные веточки. На рис. 43 видно, что масса отросших веточек в местах механического воздействия (указаны точкой) превышает массу остальной части слоевища почти в 5 раз. В природе афелиция часто испытывает повреждения таллома при перекачивании ее течениями. При этом она разрастается до шарообразного состояния и дает массовые скопления (типа валов филофоры в Черном море).

В мариккультуре афелиции необходимо учитывать эти способности к быстрой регенерации и интенсивному кущению при механических точечных нагрузках. При замкнутых циклах разведения интенсификацию роста афелиции вполне возможно проводить различными способами. Наилучшие результаты в опытных и береговых хозяйствах мариккульту-

ры может дать стимуляция роста механическим воздействием весной и в начале лета с последующим размещением в летний период на опытных плантациях в море. Более интенсивный рост наблюдался не на размещенных в садках слоевищах анфельции, а на прикрепленных к поводкам или к камням опытных слоевищах, свободно плавающих в воде.

Для отечественной промышленности необходимо увеличение водорослевого сырья, из которого добываются желирующие вещества. Однако отмечаются не только межгодовые колебания урожаев, но и естественные смещения зарослей в пределах побережий и даже истощение старых эксплуатируемых полей анфельции и ламинарий.

В связи с этим следовало бы рекомендовать более активно марикультуру этих видов, особенно в условиях Онежского и Кандалакшского заливов, побережий Карелии. Помимо экономического эффекта, искусственное разведение макрофитов имело бы и социальное значение, так как решило бы проблему занятости местного населения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Необходимым является рациональное использование с учетом научных рекомендаций растительных и других ресурсов моря, соблюдение правил и норм добычи, квоты вылова, охрана прибрежных зон Белого моря от загрязнения. Только рациональное ведение водорослевого хозяйства не позволит подорвать его ресурсы. Для сбора водорослей в бассейне не надо пахать дно, не надо пока сеять споры и семена трав, давать удобрения, выпалывать и уничтожать сорняки. Нужно только разумно использовать естественные ресурсы, пока это возможно.

Однако не следует и считать наши растительные ресурсы "неисчерпаемыми", как предполагалось ранее ("Жизнь растений", т. III, 1977, с. 366). К сожалению, неисчерпаемые запасы могут быстро истощиться даже в силу экологического стресса, как, например, запасы филлофоры в Черном море (Зайцев и др., 1982).

Следует вспомнить слова Чарлза Дарвина: "Я могу сравнить эти огромные подводные леса ("келп" в Южной Америке) только с наземными джунглями в тропиках ... Если бы в какой-либо стране был бы разрушен лес, то погибнет меньше живого, чем в подводном лесу. Я не могу даже представить себе приблизительно, сколько много могло бы погибнуть животных с разрушением водорослевого пояса ..."¹.

Мы приводили эту цитату еще в 70-е годы, когда впервые ставились вопросы повышения биологической продуктивности прибрежных зон СССР и их охраны (Возжинская, Блинова, 1971). В последние годы ряд видов находится под угрозой исчезновения в этих зонах, в связи с чем предложено их занесение в Красную книгу СССР. Охране прибрежных зон уделяется все большее внимание в связи с рациональным пользованием природных ресурсов и охраной окружающей среды.

В связи с этим вполне обоснованным может быть предложение об укреплении восточного берега продуктивного Онежского залива каменистыми искусственными грядами (из бетонных строительных отходов) с последующим разведением на них крупных макрофитов в марикультуре. Посадки новых зарослей должны быть осуществлены на грядах из крупнообломочного материала, который в условиях Онежского залива трудно вымыть в бассейн. На вновь сформированных грядах и проточных ваннах возможно разведение и промысловых видов (ламинарий, фукоидов и анфельции). Создание таких своеобразных питомников по разведению водорослей окажется экономически прибыльным.

Напомним, что разрушение коренного фитоценоза zostеры привело к

¹ Дарвин Ч. Собр. соч. М., 1954. С. 258.

изменению (разжижению) грунтов в Белом море. Произошла экзогенная сукцессия — вместо zostеры появились малочисленные фукусы, подверженные обильному заселению нитчатыми сезонными формами, что отрицательно сказалось и на нересте сельди. Укрепление грунтов с помощью шероховатых блоков и заселение их zostерой возобновит и нерестилища сельди. Восстановление zostеры скажется благоприятно и на защите водорослевых полей.

Систематические многолетние исследования массовых видов макрофитов Белого моря, в том числе и промысловых форм, со всей сопутствующей альгофлорой дали возможность составить ландшафтные карты с выделением основных продуктивных районов побережий бассейна, что имеет большое значение для промысла донных макрофитов в прибрежном поясе растительности.

Выявленная межгодовая изменчивость урожайности и основных процессов жизнедеятельности макрофитов вызывается кратковременными изменениями погоды, которые бывают всегда и не определяются циклами солнечной активности или похолоданиями и потеплениями Арктики. Состояние и развитие водорослей (особенно промысловых видов), правильная оценка их потенциальной эксплуатации зависят от метеоусловий года.

Несомненно, локальные факторы и антропогенное воздействие перелов (пос. Реболда, Соловецкий архипелаг) могут отрицательно влиять на структуру зарослей, их воспроизводство, однако в условиях бассейна они не являются определяющими.

На основании экологического мониторинга удалось выявить закономерности межгодовой изменчивости "урожайности" водорослей и разработать ее прогнозы в зависимости от гидрометеоусловий. Необходимо рекомендовать сокращение планов добычи после ранней осени и суровой зимы, когда происходит массовая гибель "озимых" спорифитов. Обычно "урожай" в последующие за суровой зимой год-два уменьшается в 1,5–2 раза. В случае поздней осени и мягкой зимы "урожай" также увеличивается в 1,5–2 раза против обычного среднеклиматического года. Соответствующие коррективы необходимо ввести в планы заготовок скользящие сроки добычи. Выявленное значение возрастных характеристик, разница в показателях морфометрических параметров у многолетних видов макрофитов позволило определить по приросту макрофитов их урожайность и выделить наиболее продуктивные формы фитали Белого моря: ламинарию, пальмарию, фукусы, ряд нитчатых форм. Построенные модели зарослей макрофитов, выявление их структуры дали возможность дать прогностические рекомендации по их промыслу и воспроизводству природных водорослевых плантаций; даны прогностические рекомендации их добычи и воспроизведения. Характер зарослей, их распределение выяснены впервые, увязаны в одно целое развитие донных макрофитов, строение грунтов и гидрометеорологические условия.

Подводные натурные наблюдения в разные годы помогли выявить особенности и закономерности роста многолетних водорослей, его неравномерность и пульсацию, биоритмы.

Наши материалы позволили утверждать, что основными продуцентами органического вещества на шельфе являются именно макрофиты, а не фитопланктон. Полученное нами соотношение величин продукции, создаваемой макрофитами, в десятки раз выше продукции других групп микрофитов.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрикосов Т.Т., Соколова Н.Ю.* К изучению литорали Белого моря // Вестн. МГУ. 1948. № 2. С. 73–85.
- Аверинцев Н.Д.* Исследование водорослей морей Русского государства // Журн. Рус. физ.-хим. о-ва. 1917. Т. 48, вып. 3/4. С. 175–183.
- Авилов И.К.* Мощность современных осадков и послеледниковая история Белого моря // Тр. Гос. океанограф. ин-та. 1956. Вып. 31/43. С. 5–57.
- Алимов Ф.Ф.* Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: ЗИН АН СССР. 1978. 51 с.
- Алфимов Н.Н.* Влияние загрязнения на распределение водорослей // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослевой промышленности СССР. Архангельск, 1962. Т. 1. С. 124–131.
- Александрова В.Д.* Третье совещание по классификации растительности, 1971 г. // Ботан. журн. 1972. Т. 7. с. 11–114.
- Артемчук Н.Я.* Микофлора морей СССР. М.: Наука, 1981. 190 с.
- Ассман А.В.* Роль водорослевых обрастаний в образовании органического вещества в водоеме // ДАН СССР. 1951. Т. 76, № 6. С. 905–908.
- Бабков А.И., Голиков А.Н.* Гидробиокомплексы Белого моря. Л.: Наука, 1984. 102 с.
- Барсанова Н.Г.* Сравнение литоральной фауны Баренцева моря (Восточный Мурман) и некоторых районов Белого моря // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1958. Спец. вып. 1. С. 98–100.
- Барсанова Н.Г.* Некоторые сравнительные данные по фауне скалистой литорали Баренцева и Белого морей // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1961. Т. 46. С. 140–146.
- Беклемишев К.В., Валовая Н.А., Иванова В.Л.* и др. Новые представления об океанологической и биологической структуре Белого моря // ДАН СССР. 1975. Т. 224, № 1. С. 209–211.
- Беликов П.С., Моторина М.В.* О суточных ритмах фотосинтеза // ДАН СССР. 1958. Т. 123, № 1. С. 185–188.
- Белая Т.И., Федоров В.Д.* Гидрологические и гидрохимические особенности Белого моря как условия, определяющие уровень его первичной продукции // Комплексные исследования природы океана. Л., 1972. Вып. 3. С. 5–9.
- Беллович Ю.П.* Растительность литорали в дельте Северной Двины // Гидробиол. журн. 1969. Т. 5, № 1. С. 20–29.
- Берг Л.С.* Биполярное распределение организмов и ледниковая эпоха // Изв. Рос. Акад. наук. 1920. С. 273–302.
- Блинова Е.И.* Материалы по изучению распределения донной растительности в районе ББС МГУ // Биология Белого моря. М.: Изд-во МГУ, 1962. С. 22–34.
- Блинова Е.И.* Распределение, запасы и годовая продукция доминирующих видов водорослей литорали Мурманского побережья Баренцева моря // Раст. ресурсы. № 2.
- Блинова Е.И.* Методы изучения продукции и особенностей роста балтийской фурацеллярии // Всесоюз. совещ. по мор. альгологии – макрофитобентосу. М., 1974. С. 9–11.
- Богров В.Г.* Количественная оценка животного и растительного населения океана // ДАН СССР. 1965. Т. 162, № 5. С. 1181–1183.
- Блинова Е.И.* Марикультура ламинарии сахаристой у Мурманского побережья Баренцева моря // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по науч.-техн. пробл. марикультуры. Владивосток, 1983. С. 118–119.
- Бондарчук Л.Л.* Особенности распределения эпифитных диатомей на микрофитах Белого моря // Всесоюз. совещ. по мор. альгологии – макрофитобентосу. М., 1974 а. С. 22–24.
- Бондарчук Л.Л.* Характерные черты распределения бентосных диатомей в прибрежной зоне Белого моря // Гидробио-

- логия и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. М.; Л.: Наука, 1974 б. С. 93–94.
- Бондарчук Л.Л.** Диатомовые водоросли прибрежных грунтов Кандалакшского залива Белого моря // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука, 1980. С. 63–73.
- Броцкая В.А.** Материалы по фауне Великой Салмы и прилежащих районов Белого моря // Тр. ББС МГУ. 1962. Т. 1. С. 109–130.
- Бруевич С.В., Трофимов А.В., Гартман А.** Содержание йода в водорослях Белого моря и Мурманского побережья // Тр. Гос. океаногр. ин-та. 1933. Т. 3, вып. 3. С. 61–71.
- Быков В.А.** Геоботаническая терминология. Алма-Ата, 1967. 31 с.
- Буторин П.В., Титлянова Т.В., Новожилов А.Н., Титлянов Э.А.** Рост анфельции в природе и эксперименте // Биология анфельции. Владивосток, 1980. С. 105–119.
- Ведерников М.П.** Промышленное использование водорослей // Агар-агар из беломорской водоросли анфельция пликата. Архангельск, 1935. С. 1–6.
- Ведринский А.И.** Химический состав промышленных видов водорослей Белого моря // Тр. Архангел. водорослевого ин-та. 1938. Сб. 1. С. 61–79.
- Ведринский А.И.** Промышленное использование водорослей Белого моря // Бюл. Всесоюз. хим. о-ва им. Менделеева. 1940. № 9. С. 107–129.
- Вехов В.Н.** Некоторые вопросы экологии зоостеры на Белом море // Тр. ББС МГУ. 1974. Т. 4. С. 65–79.
- Вехов В.Н.** Жизненный цикл зоостеры морской в Белом море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985. С. 92–93.
- Вехов В.Н.** Сезонный рост зоостеры в Белом море // Там же. С. 93.
- Винберг Г.Г.** Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с.
- Винберг Г.Г.** Методы определения продукции водных животных. Минск: Высш. шк., 1968. С. 9–169.
- Винберг Г.Г.** Обозначения, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. Л.: Наука, 1972. 35 с.
- Виноградов М.Е.** Характер пищевых связей некоторых видов птиц с литорали Белого моря // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1950. Т. 2. С. 103–118.
- Виноградова К.Л.** К систематике мурманских представителей рода *Molopstroma* (Ulvales) // Новости систематики низш. растений. Л.: Наука, 1976. С. 121–138.
- Виноградова К.Л.** Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей СССР. Л.: Наука, 1974. 166 с.
- Виноградова К.Л.** Отдел красные водоросли (Rhodophyta) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977. С. 192–250.
- Возжинская В.Б.** Микрофиты морских побережий о-ва Сахалина // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1964. Т. 69. С. 330–440.
- Возжинская В.Б.** Экология и распределение водорослей материкового берега Охотского моря // Там же. 1966. Т. 81. С. 153–175.
- Возжинская В.Б.** Изучение экологии и распределения водорослей в Кандалакшском заливе Белого моря // Океанология. 1967. № 6. С. 1108–1118.
- Возжинская В.Б.** Особенности биологии и распределения ламинарий в Кандалакшском заливе Белого моря // Тр. Кандалакш. госзаповедника. 1970. Вып. 8. С. 404–410.
- Возжинская В.Б.** Беломорские фукоиды: Распределение, биология, продукция // Основы биологической продуктивности океана. М.: Наука, 1971 а. С. 172–182.
- Возжинская В.Б.** Продуктивность макрофитобентоса Белого моря // Там же. 1971 б. С. 283–287.
- Возжинская В.Б.** Растительность прибрежной зоны моря // Природа. 1972. № 2. С. 40–45.
- Возжинская В.Б.** Биология ламинарий Белого моря // Всесоюз. совещ. по морской альгологии – микрофитобентосу. М., 1974. С. 28–30.
- Возжинская В.Б.** Сезонные аспекты биологии и продуктивности в Белом море // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974. С. 110–111.
- Возжинская В.Б.** Весенняя растительность побережий Великой Салмы (Белое море) // Тр. Кандалакш. госзаповедника. 1975. Вып. 9. С. 249–264.
- Возжинская В.Б.** Продуктивность донных растительных сообществ в умеренных зонах морей СССР // XII Междунар. ботан. конгр. Л., 1975. С. 49.

- Возжинская В.Б.* Донная растительность. Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977. С. 78–88. (Океанология. Биология океана; Т. 1).
- Возжинская В.Б.* Биология (сезонное развитие и продукция) ламинарий Белого моря // Тр. ВНИРО. 1977. Т. 74. С. 37–45.
- Возжинская В.Б.* Состав и закономерности распределения и продукции морского макрофитобентоса северобореальной подзоны СССР: (На примере Белого и Охотского морей) // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. М.: Наука, 1978. С. 68–71
- Возжинская В.Б.* Возрастная изменчивость длины, массы и удельной продукции ламинарии сахаристой в Белом море // Всесоюз. совещ. по мор. альгологии – макрофитобентосу. Севастополь, 1979. С. 31–33.
- Возжинская В.Б.* Продукция донных морских водорослей // Экология донного населения шельфовой зоны. М.: Ин-т океанологии АН СССР, 1979. С. 19–67.
- Возжинская В.Б.* Видовой состав, распределение и фитогеографическая характеристика донной флоры Белого моря // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука, 1980. С. 29–62.
- Возжинская В.Б.* Сезонная динамика растительного покрова морских прибрежий Белого моря // Экология исследований шельфа. М.: Ин-т океанологии АН СССР, 1980. С. 85–93.
- Возжинская В.Б.* Донные фитоценозы нитчатых водорослей Белого моря // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л.: ЗИН АН СССР, 1982. С. 11–73.
- Возжинская В.Б.* К возможности разведения *L. digitata* в Белом море // Всесоюз. совещ. по пробл. марикультуры. Владивосток: ТИРО, 1983. С. 121–122.
- Возжинская В.Б.* Мониторинг водорослей Белого моря // Исследования по мониторингу. М.: Ин-т океанологии АН СССР, 1985. С. 91–95.
- Возжинская В.Б., Абрамов В.В., Шапиро В.М.* Результаты статистической обработки количественных беломорских ламинарий // Донная флора и продукция краевых морей. М.: Наука, 1980. С. 143–152.
- Возжинская В.Б., Блинова Е.И.* Морские макрофиты и растительные ресурсы океана // Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М.: Наука. 1971. С. 137–171.
- Возжинская В.Б., Бубнова Н.П.* О роли макрофитов в осадконакоплении прибрежной зоны и в питании *Mascoma baltica* // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974. С. 91–92.
- Возжинская В.Б., Лучина Н.П.* Фитогеографическая характеристика донной флоры берегов Белого моря // Экология фауны и флоры прибрежных зон океана. М.: Ин-т океанологии АН СССР, 1985. С. 52–58.
- Возжинская В.Б., Макаров В.Н.* Биология (возрастные характеристики спороношения) *Laminaria saccharina* Белого моря // Сб. докл. II съезда сов. океанологов. V. Сер. Биология. Ялта, 1982. С. 78.
- Возжинская В.Б., Цанко А.С., Блинова Е.И.* и др. Промысловые водоросли СССР. М.: Пищ. пром-сть, 1971. С. 269.
- Возжинская В.Б., Яблокова О.Г., Иванова Н.А.* Растворенное органическое вещество (РОВ), выделяемое некоторыми беломорскими водорослями // Сб. Всесоюз. совещ. по мор. альгологии макрофитобентосу. М., 1974. С. 33–35
- Возжинская В.Б., Ярцева И.А., Соловьева О.Л.* Некоторые особенности летнего фотосинтеза и дыхания беломорских фукоидов // Океанология. 1976. Т. 16, № 3. С. 511–519.
- Вознесенский В.Л., Зеленский О.В., Семилатова О.А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.: Наука, 1965. 103 с.
- Воронков П.П.* Основные черты гидрохимического режима северо-восточной части Кандалякшского залива Белого моря // Тр. Гидромет. ин-та АН СССР. 1941. Сер. 5, вып. 2. С. 1–5.
- Воронков П.П., Крейман Г.В.* Сезонные изменения биомассы планктона и физико-химические условия среды северо-восточной части Кандалякшского залива Белого моря // Гр. Гидрол. ин-та. 1939. Т. 8, № 2.
- Гайдуков Н.М.* Литературные источники к русской флоре водорослей // Ботан. зап. 1901. Вып. 17. 126 с.
- Гайл Г.* Ламинариевые дальневосточных морей // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. 1936. Т. 19. С. 31–65.
- Гемп К.П.* Сырьевые запасы морских водорослей и трав, перспективы дальней-

- шего развития их промысла в Белом море // Всесоюз. совещ. работников водорослевой пром-сти. 1962. Т. 1. С. 15–32.
- Гемп К.П.* Новые методы исследования зарослей водорослей в Белом море // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Л., 1963. С. 140–142.
- Гемп К.П., Золотнова В.Г., Николаева Г.И.* Неприкрешляющиеся к грунту формы анфельции и фуцелларии в Белом море и возможности их искусственного разведения // Сес. Учен. Совета. Белого моря. Петрозаводск, 1964. С. 39–41.
- Гемп К.П.* О культивировании агарофитов в Белом море // Материалы сес. Учен. совета ПИНРО. 1966. Вып. 6, Мурманск, С. 321–334.
- Гемп К.П., Золоткова В.Г.* Темп роста *Ahnfeltia plicata* в губе Долгой (Соловецкой) Белого моря // Тез. докл. на сес. Учен. совета по проблеме биологических ресурсов Белого моря. Петрозаводск, 1966. С. 21.
- Гемп К.А., Калугина А.А.* К вопросу о биологии анфельции и возможности ее акклиматизации в Черном море // Донные биоценозы и биология бентосных организмов. Киев, 1967. С. 63–69.
- Гемп К.П., Паленичко З.Г.* Водоросли Белого моря. Петрозаводск: Госиздат, 1956. 40 с.
- Гоби Хр.Я.* Предварительное сообщение о результатах исследования флоры водорослей Белого моря // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. 1877. Т. 8. С. 124–126.
- Гоби Хр.Я.* Флора водорослей Белого моря и прилегающих к нему частей Северного Ледовитого океана. СПб., 1878. С. 1–85.
- Гликман С.А.* Студнеобразующие свойства агара и агароида // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослевой пром-сти. Архангельск, 1962. Т. 4. С. 182–189.
- Голиков А.Н.* Продукционный процесс на разных структурных уровнях организации популяции // Океанология. 1976. Т. 16, вып. 6. С. 1096–1108.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А.* Закономерности распределения биоценозов в верхних отделах шельфа умеренных вод в зависимости от характера и структуры водных масс // Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. Кишинев, 1970. С. 83–84.
- Голиков А.Н., Аверинцев В.Г., Скарлато О.Г.* Некоторые закономерности распределения жизни на верхних отделах шельфа и роль умеренных вод в биоэнергетической структуре Мирового океана // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974. С. 133–135.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А.* Некоторые принципы комплексного ландшафтно-географического районирования шельфа на экологической основе // Биология моря. 1979. С. 3–16.
- Горшкова Т.И.* Органическое вещество и карбонаты в осадках Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Вып. 1. С. 472–488.
- Гринताल А.Р.* Зависимость фотосинтеза *L. saccharina* от интенсивности освещения и температуры // Вопросы морской биологии. Киев, 1969. С. 32–33.
- Гринताल А.Р.* Зависимость интенсивности дыхания *L. saccharina* от температуры // Всесоюз. совещ. по мор. альгологии – макрофитобентосу. М., 1974. С. 38–40.
- Громов В.В.* Растительные сообщества лагуны Буссе (Южный Сахалин) // Ботан. журн. 1968. Т. 53.
- Громов В.В.* Экологические особенности развития донной растительности Новороссийской бухты // Всесоюз. совещ. по мор. альгологии – макрофитобентосу. М., 1974. С. 41–43.
- Гурьянова Е.Ф.* Краткий отчет о работах Беломорского отряда ГГИ в 1928 и 1929 гг. // Изв. Гос. гидрол. ин-та. 1930. № 26/27. С. 141–144.
- Гурьянова Е.Ф.* Условия жизни в Белом море // Тр. Первой науч.-техн. конф. по рыб. пром-сти Карелии. Петрозаводск, 1945. С. 61–73.
- Гурьянова Е.Ф.* Белое море и его фауна. Петрозаводск, 1948. 131 с.
- Гурьянова Е.Ф.* Закономерности состава и распределения фауны и флоры западного (Кандалакшско-Онежского) района Белого моря // Тр. Рыб. мор. биол. станции Карел. ун-та. 1949. Вып. 1. С. 10–24.
- Гурьянова Е.Ф.* Особенности Белого моря как морского бассейна и перспективы искусственного повышения его продуктивности // Вестн. ЛГУ. 1949. № 3. С. 26–40.
- Гурьянова Е.Ф.* Краткие результаты гидробиологических исследований Мезенско-

- го залива летом 1952 г. // Материалы по количественному изучению Белого моря. Л., 1957. Т. 5. С. 252–281.
- Гурьянова Е.Ф., Закс И., Ушаков П.В.* Сравнительный обзор литорали русских северных морей // Работы Мурман. биол. станции. 1925. Т. 1. С. 110–131.
- Гурьянова Е.Ф., Ушаков П.В.* Гидробиологические работы на Терском берегу Белого моря в 1926 г. // Изв. Гос. гидрол. ин-та. 1926. № 18.
- Гюббенет Е.Р., Вобликова Т.В.* Суточный ход фотосинтеза водорослей Баренцева моря во время полярного дня // Изв. Науч. ин-та им. П.Р. Лесгафта. 1937. Т. 20, вып. 2. М. 47–61.
- Денисов Н.Е.* Качественное и количественное распределение бентоса верхней сублиторали Великая Салма (Кандалакшский залив Белого моря) по данным водолазных исследований // Вопросы морской биологии. М.: Наука, 1966. С. 23–29.
- Денисов Н.Е.* Донные сообщества твердых грунтов верхней сублиторали Великой Салмы (Кандалакшский залив Белого моря) // Экология морских организмов. М.: Изд-во МГУ, 1971. С. 26–29.
- Денисов Н.Е.* Выделение и картографирование донных сообществ сублиторали по данным водолазных количественных исследований: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М.: МГУ, 1974. 18 с.
- Денисов Н.Е., Мокиевский О.Б.* Подводные исследования бентоса в Белом море // Морские подводные исследования. 1969. С. 8–11.
- Дерюгин К.М.* Фауна Белого моря и условия ее существования // Исследования морей СССР. Л., 1928. Вып. 7/8. 511 с.
- Дерюгин К.М.* Общий характер фауны Белого моря и история ее происхождения // Тр. 2-го Всесоюз. гидробиол. съезда, Ленинград, 1928. Л., 1930. С. 231–235.
- Долгачева В.С.* Влияние прибойности на распределение водорослей Кандалакшского залива // Тр. Кандалакш. заповедника. Мурманск. 1975. Вып. 9. С. 235–248.
- Дробышев В.П.* Восстановление зарослей zostеры в Кандалакшском заливе Белого моря // 6-я сес. Учен. совета по пробл. "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии". Петрозаводск, 1966. С. 152–153.
- Дробышев В.П.* Влияние солености на интенсивность фотосинтеза бурых водорослей Белого моря // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Петрозаводск, 1969. С. 195–196.
- Дробышев В.П.* Сезонные изменения солености устойчивости беломорской бурой водоросли *Fucus vasiculosus* // Экология. 1972. Т. 1, № 4, С. 103–105.
- Евтушенко В.А., Панкратова О.И.* К вопросу о количественном определении маннита в водорослях // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослевой пром-сти. Архангельск, 1962. Т. 1. С. 196–206.
- Еременко Т.И.* Опыт использования подводных исследований для изучения сезонной динамики фитобентоса в северо-западной части Черного моря // Морские подводные исследования. М.: Наука, 1969. С. 95–104.
- Еременко Т.И.* Изменение донной растительности Одесского залива за последние 10 лет // Тр. Всесоюз. совещ. по мор. альгологии – макрофитобентосу. М., 1974. С. 49–50.
- Заика В.Е.* Зависимость продуктивности водных моллюсков от продолжительности жизни // Океанология. 1970. Т. 10, вып. 4. С. 702–708.
- Зайцев Ю.П.* Рыбохозяйственные подводные исследования в СССР // Океанология. 1962. Т. 2, вып. 6. С. 961–969.
- Зафрин С.Я.* Морские водоросли как кормовое средство сельскохозяйственных животных // Тр. Всесоюз. ин-та кормов, 1935. Вып. 3. С. 38–86.
- Звалинский В.И., Силкин В.А.* Оценка годовой продукции пласта промыслового поля анфельции в заливе Старка // Биология анфельции. Владивосток, 1980. № 21. С. 84–91.
- Зверева О.С.* Альгологические работы Архангельского водорослевого научно-исследовательского института // Сов. ботаника. 1937. № 4. С. 129–130.
- Зверева О.С.* К морфологии и биологии *Ahnfeltia plicata* Белого моря // Тр. Архангел. водорослевого науч.-исслед. ин-та. 1938. Сб. 1. С. 8–45.
- Зенкевич Л.А.* Фауна и биологическая продуктивность моря. М., 1947. Т. 2. 588 с.
- Зенкевич Л.А.* Фауна и биологическая продуктивность моря. М.: Сов. наука, 1951. Т. 1. 506 с.
- Зенкевич Л.А.* Биология морей СССР. М.: Наука, 1963. 739 с.
- Зенкевич Л.А.* Материалы к сравнительной биогеоэкологии суши и океана //

- Журн. общ. биологии. 1967. Т. 28, № 5. С. 523–537.
- Зенкевич Л.А.* Общая характеристика биогеоценозов океана и сравнение их с биогеоценозами суши // Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды: Биогеоценозы морей и океанов. М.: Наука, 1970. С. 7–27.
- Зенкевич Л.А.* Избранные труды: Биология северных и южных морей СССР. М.: Наука, 1977. Т. 1. 337 с.
- Зинова А.Д.* Флоры водорослей Белого, Баренцева и Карского морей, их связи и происхождение: Дис. . . . канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1945. 210 с.
- Зинова А.Д.* О некоторых видах рода *Roghruga* с берегов Мурмана и Белого моря и о новом виде *R. helena* sp. nov. // Ботан. журн. 1948. Т. 33. С. 440–442.
- Зинова А.Д.* О формах *Phyllitis fascia* // Там же. 1949. Т. 34, № 2. С. 201–203.
- Зинова А.Д.* О некоторых особенностях флоры водорослей Белого моря // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1950. Т. 2. С. 231–252.
- Зинова А.Д.* О новой форме *Rhodymenia palmata* // Ботан. материалы Отд. споровых растений. 1950. Т. 6, вып. 7/12. С. 147–148.
- Зинова А.Д.* О новой форме *Pylaiella varia* // Там же. С. 149–151.
- Зинова А.Д.* О формах *Pea zosterifolia* Белого моря // Ботан. журн. 1951. Т. 36, вып. 4. С. 402–404.
- Зинова А.Д.* Определитель бурых водорослей северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 224 с.
- Зинова А.Д.* Материалы к флоре водорослей Белого моря // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1954. Сер. 2, вып. 9. С. 245–258.
- Зинова А.Д.* Определитель красных водорослей северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 219 с.
- Зинова А.Д.* Водоросли Мезенского залива (Белое море) // Ботан. материалы Отд. споровых растений. 1961. Т. 14. С. 87–90.
- Зинова А.Д.* К вопросу о фитогеографическом (зональном) районировании прибрежной полосы Мирового океана // Тр. конф. по соврем. исслед. фауны и флоры. Л.: ЗИН АН СССР. 1962. 41 с.
- Зинова А.Д.* Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.: Наука, 1967. 400 с.
- Зинова А.Д., Петров Ю.Е.* Пути формирования флоры морских макроскопических водорослей Арктического бассейна. Л.: Гидрометеиздат, 1970. С. 162–165.
- Зинова Е.С.* Водоросли Мурмана: Введение: Зеленые и красные водоросли // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. 1972. Т. 23, вып. 3, ч. 1. С. 170–343.
- Зинова Е.С.* Водоросли Мурмана // Там же, 1914. Т. 44/45. Ч. 2. С. 1–326.
- Зинова Е.С.* О новой багрянке *Delesseria rossica*, найденной в Белом море // Изв. Гл. ботан. сада. 1916. Т. 18, № 1. С. 1–55.
- Зинова Е.С.* Предварительная заметка о водорослях Белого моря // Там же. 1921. С. 34–43.
- Зинова Е.С.* Распределение водорослей в Белом море в зависимости от среды и техническое их применение // Там же. 1922. Т. 21, вып. 1. С. 1–31.
- Зинова Е.С.* Водоросли Белого моря // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. 1928. Т. 58, вып. 3. С. 26–30.
- Зинова Е.С.* Беломорские водоросли и их практическое применение // Тр. Ин-та пром. изысканий. Архангельск, 1929. С. 3–46.
- Зинова Е.С.* Водоросли Белого моря. Красные водоросли, или багрянки, *Rhodophyta* // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. 1929. Т. 59, вып. 3. С. 3–40.
- Зинова Е.С.* Новые обследования водорослей Белого моря по Летнему берегу и их использование // Исследования морей СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Вып. 30. С. 65–85.
- Злоткова В.Г.* Распределение и запасы литоральных промысловых водорослей Кандалакшского залива Белого моря // Тр. Всесоюз. совещ. по мор. альгологии. М., 1974. С. 59–60.
- Иванова С.С.* Качественная и количественная характеристика бентоса Онежского залива Белого моря // Материалы по комплекс. изуч. Белого моря. Л., 1957. С. 21–30.
- Иванченко О.Ф.* Основы марикультуры сельди на Белом море. Л.: Наука, 1983. 40 с.
- Кабанова Ю.Г.* О первичной продукции в Кандалакшском заливе Белого моря // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука, 1980. С. 118–124.
- Казьмин В.Д.* Морские сокровища. М.: Пищ. пром-сть, 1972. 135 с.
- Калугина А.А.* Состав и распределение водорослей у Зимнего берега Двинского залива Белого моря // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 4. С. 628–634.

- Калугина А.А.* Состав и распределение водорослей у Зимнего берега Белого моря // Делегатский съезд ВБО: Тез. докл. М., 1957. Вып. 5. С. 37–38.
- Калугина А.А.* Состав и распределение водорослей у берегов Соловецкого архипелага // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 2. С. 270–277.
- Калугина А.А.* Флора водорослей Белого моря: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1958. 18 с.
- Калугина А.А.* Новые водоросли для Белого моря // Ботан. материалы отд. споровых растений. 1959. Т. 12.
- Калугина А.А.* Новые водоросли для Белого моря // Там же. 1962. Т. 12. С. 18–19.
- Калугина А.А.* К вопросу о некоторых особенностях беломорской флоры // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослевой пром-сти. Архангельск, 1962. С. 94–112.
- Калугина А.А.* Опыт классификации донной растительности Черного моря // Сб. делег. ботан. съ-ва. Киев, 1973. С. 3.
- Калугина-Гутник А.А.* Темп роста и продукция *Phyllophora peruvosa* в районе Севастопольской бухты Черного моря // Эколого-морфологические исследования донных организмов. Киев: Наук. думка, 1970.
- Калугина-Гутник А.А.* Биология и продуктивность массовых видов фитобентоса Черного моря // Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наук. думка, 1974.
- Калугина-Гутник А.А.* Фитобентос Черного моря. Киев: Наук. думка, 1975. 246 с.
- Калугина-Гутник А.А., Миронова Н.В.* Влияние глубины и плотности посадки фрагментов на рост *Gracilaria verrucosa* Par. в Черном море // Сб. докл. VI Всесоюз. совещ. по науч.-техн. пробл. мариккультуры. Владивосток, 1983. С. 125–126.
- Каминер К.М., Вольская Н.П.* Водоросли как элемент поликультуры при культивировании моллюсков в заливах северо-западной части Черного моря // Там же. С. 168–169.
- Карманова Н.П.* Рост и продукция высших растений. М.: Наука, 1974. 70 с.
- Катаева Т.К.* Изучение образования биоценозов и биологии некоторых фукоидов в Белом море // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974. С. 91–92.
- Катаева Т.К.* Сезонная смена видового состава и биомассы растительности губы Чупа Белого моря // Сб. докл. III Всесоюз. совещ. по мор. альгологии – макробиобентосу. Севастополь, 1979. С. 63–64.
- Кизеветтер И.В., Суховеева М.В., Шмелькова Л.П.* Промысловые морские водоросли дальневосточных морей. М.: Пищ. пром-сть, 1981. 113 с.
- Киреева М.С.* Скопления неприкрепленных водорослей в морях Советского Союза // Запасы морских растений и их использование. М.: Наука, 1964. С. 3–25.
- Киреева М.С., Паленичко З.Г.* Закономерности распределения флоры и фауны в Керетском архипелаге Кандалакшского залива Белого моря // Сб. докл. "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии". Петрозаводск, 1966. С. 143–144.
- Киреева М.С., Шапова Т.Ф.* Отчет о стационарных работах по изучению флоры водорослей ГОИН в 1931 г. // Тр. ГОИН. 1933. Т. 3, вып. 3. С. 29–47.
- Киреева М.С., Шапова Т.Ф.* Темп роста, возраст и спороношение *Laminaria saccharina* и *L. digitata* Кольского залива // Тр. ВНИРО. 1938. Т. 7. С. 24–49.
- Кныпович И.М.* К вопросу о зоогеографических зонах Белого моря // Вестн. естествознания. 1891. № 6. С. 1–10.
- Кобленц-Мишке О.И.* Величина первичной продукции Тихого океана // Океанология. 1965. Т. 5, вып. 2. С. 325–337.
- Кобленц-Мишке О.И.* Первичная продукция // Биология Тихого океана: Планктон. М.: Наука, 1967. С. 86–97. Тихий океан.
- Кобленц-Мишке О.И., Ведерников В.И.* Ориентировочное сопоставление первичной продукции и количества фитопланктона на поверхности океана // Океанология. 1973. Т. 13, вып. 1. С. 75–84.
- Кокки К.А.* Экология высших водных растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 158 с.
- Колеватова Г.А.* К вопросу о развитии органов размножения фукусовых водорослей в условиях Белого моря // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Петрозаводск, 1963. С. 143–144.
- Колеватова Г.А.* Некоторые результаты наблюдений над зарослями zostеры в районе губы Чупа // Там же. С. 145–149.

- Коптлева Т.Ф.* Водоросли // Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. М.: Мысль, 1978. С. 13–64.
- Коренников С.П.* Закономерности распределения промысловой донной растительности в прибрежье Терского берега Онежского залива Белого моря // VIII всес. Учен. совета по пробл. "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера": Тез. докл. Петрозаводск, 1969. С. 192–194.
- Коренников С.А.* Распределение и запасы промысловой сублиторальной растительности в заливах бассейна Белого моря // Сб. докл. Всесоюз. совещ. по мор. альгологии – макрофитобентосу. М., 1974. С. 73–74.
- Коренников С.П.* Особенности современного распределения зарослей промысловых водорослей в Двинском, Онежском и Кандалякшском заливах Белого моря // Растительные ресурсы. Л.: Наука, 1975. Т. 2, вып. 1. С. 51–52.
- Коренников С.П.* Запасы водорослей в Белом море и перспективы их промысла // Сб. докл. III Всесоюз. совещ. по мор. альгологии-макрофитобентосу. Севастополь, 1979. С. 72–74.
- Коренников С.П.* Промысловые водоросли сублиторали Двинского, Онежского и Кандалякшского заливов Белого моря: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1982. 20 с.
- Коренников С.П., Макаров В.Н.* Развитие сырьевой базы водорослевой промышленности Северного бассейна // Рыб. хоз-во. 1980. № 5. С. 46–48.
- Косинская Е.К.* Определитель морских синезеленых водорослей. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 1–278.
- Кузнецов В.В.* О некоторых особенностях экологии и роста *Laminaria saccharina* // Докл. АН СССР. Н.С. 1946. Т. 54, № 6. С. 537–540.
- Кузнецов В.В.* Влияние ледяного покрова на морфологию и население литоральной зоны // Там же. 1947. Т. 58, № 1. С. 163–166.
- Кузнецов В.В.* Влияние зимнего ледяного припая на морфологию побережья фауны и флоры литорали Белого моря // Работы Мор. биол. станции. 1948. Вып. 1. С. 44–57.
- Кузнецов В.В.* Рост прибрежных морских макрофитов и потребления ими питательных веществ в Баренцевом и Белом морях // Ботан. журн. 1956. Т. 41, № 4.
- Кузнецов В.В.* Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 322 с.
- Кузнецов В.В.* Биологические основы рационального использования и повышения промысловых богатств Белого моря // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1961. № 4. С. 608–619.
- Кузнецов В.В.* Биологические особенности основных представителей беломорской флоры и условия их промыслового использования // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослевой пром-сти. Архангельск, 1962. С. 131–140.
- Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л.* Теоретические основы культивирования мидий в Белом море. Л.: Наука, 1983. 35 с.
- Куликова Н.М.* Продукция наземной фитомассы цветковых растений в Черном море // Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наук. думка, 1974. С. 51–56.
- Кусакин О.Г.* Материалы к количественной характеристике растительности и животного мира литорали баренцево-морских островов // Тр. Кандалякш. гос. заповедника. 1963. Вып. 4. С. 183–233.
- Кусакин О.Г.* Морские и солонатоводные равноногие ракообразные // Определители по фауне СССР. Л.: Наука, 1967. Т. 122. С. 1–470.
- Кучерук Н.В.* Сублиторальные донные сообщества зоны североперуанского апвеллинга: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М.: ИОАН СССР, 1985.
- Лавренко Е.М.* Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Вып. 1. С. 15–20.
- Лаврова М.А.* Основные этапы истории четвертичного периода севера европейской части СССР // Материалы по четвертичному периоду СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Вып. 3. С. 123–129.
- Лепехин И.* Quatuor fucorum species descriptae. Novi Comment. 1775. Acad. SC. Petropol., Bd. 19. S. 467–481.
- Линдберг Г.У.* Картирование подводных ландшафтов с целью изучения закономерностей распределения животных // Вопросы биостратиграфии континентальных толщ. М.: Гостоптехиздат, 1959. 18 с.
- Лонгинов В.В.* Динамика береговой зоны бесприливных морей. М.: Наука, 1963. 86 с.

- Лузгин Б.К., Найдин Д.П.* Геологические наблюдения на литорали приливного моря // Вестн. МГУ. Сер. 4, Геология. 1970. № 1. С. 72–81.
- Лютова М.И., Фельдман Н.Л.* Исследования способности к температурной адаптации у некоторых морских водорослей // Цитология. 1960. Т. 2, № 6. С. 13–25.
- Лютарев С.В., Сметанкин А.В.* Определение углерода, растворенного органического вещества в пресных и морских водах // Методы исследования орг. вещества в океане. Л.: Наука, 1980. С. 32–46.
- Макаров В.Н.* Экспериментальное изучение возможности искусственного разведения ламинарии в Белом море // Материалы VI сов. амер. симпози. М.: ВНИРО, 1978. С. 301–306.
- Макаров В.Н.* Особенности спороношения беломорской *Laminaria saccharina* // Сб. докл. II Всесоюз. конф. по биологии шельфа. Киев: Наук. думка, 1978. Ч. II. С. 70–71.
- Макаров В.Н.* Экспериментальное изучение развития гаметофита и раннего спорофита беломорской *Laminaria saccharina* в связи с предполагаемым ее культивированием // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск, 1981. С. 156.
- Макаров В.Н.* Инструкция по биотехнике культивирования ламинарии сахаристой в двухгодичном цикле в условиях Белого моря. Мурманск: ПИНРО, 1982. 60 с.
- Макаров В.Н.* Динамика выхода зооспор из стимулированной ламинарии // Сб. докл. IV Всесоюз. совещ. по науч.-техн. пробл. марикультуры. Владивосток, 1983. С. 129–130.
- Макаров В.Н., Коренников С.П.* Итоги и перспективы марикультуры беломорских водорослей // Сб. докл. III Всесоюз. совещ. по морской альгологии — макрофитобентосу. Севастополь, 1979. С. 87–89.
- Макаров Ю.В., Денисенко М.И., Ведринский А.И.* Влияние препаратов беломорских водорослей на функции желудка и почек // Тр. Арханг. мед. ин-та. 1945. Вып. 8. С. 171.
- Маккавеева Е.Б.* Продукция массовых видов биоценоза цистозирис // Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наук. думка, 1974. С. 57–70.
- Макиенко В.Ф.* К систематике видов *Ahnfeltia* Fries из дальневосточных морей СССР // Ботан. журн. 1970. Т. 55 № 8. С. 1077–1087.
- Макиенко В.Ф.* Об истории изучения *Ahnfeltia plicata* (Huds.) // Виды анфельции у дальневосточных берегов СССР. Владивосток, 1980. № 21. С. 5–15.
- Максимова М.П.* Первичная продуктивность Белого моря и факторы, ее определяющие // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985. С. 134–135.
- Максимова М.П.* Органическое вещество и биогенные элементы в водах Белого моря: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1960. 28 с.
- Максимова М.П., Дацко В.Г.* Ориентировочный баланс органического вещества в водах Белого моря // Тр. Карел. фил. АН СССР. 1961. Вып. 31. С. 127–131.
- Максимова О.В.* Некоторые сезонные особенности развития и определения возраста беломорских фукоидов // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука, 1980. С. 73–78.
- Максимова О.В.* О возможности разведения промысловых фукоидов на Белом море // Сб. докл. IV Всесоюз. совещ. по науч.-техн. пробл. марикультуры. Владивосток, 1983. С. 130–131.
- Медведев В.С.* Схема литодинамики и баланс наносов северной части Белого моря // Процессы развития и методы исследования прибрежной зоны моря. М.: Наука, 1972. С. 27–53.
- Мейер К.И.* О штормовых выбросах // Тр. Гос. океанограф. ин-та. 1933. Т. 3, вып. 3. С. 24–26.
- Мейер К.И.* Отчет о работе экспедиции по выявлению запасов водорослей в Белом море // Там же. С. 7–24.
- Мейер К.И.* О залежах водорослей // Тр. Ботан. сада МГУ. 1937. Вып. 1. С. 25–44.
- Мейер К.И.* Материалы по флоре водорослей Белого моря // Тр. ВНИРО. 1938. Т. 7. С. 5–28.
- Мейер К.И., Щапова Т.Ф.* Донные водоросли // Определитель фауны и флоры северных морей СССР. М., 1948. С. 516–533.
- Моисеев П.А.* Морское рыболовство и аквакультура // Сб. докл. IV Всесоюз. совещ. по науч.-техн. пробл. марикультуры. Владивосток, 1983. С. 3–5.
- Мокиевский О.Б.* Географическая зональ-

- ность типов морской литорали // Журн. общ. биологии. 1960. Т. 21, № 2, С. 168–196.
- Морозова-Водяницкая Н.В.* Опыт количественного учета растительности в Черном море // Тр. Севастоп. биол. станции. 1936. № 5. С. 39–50.
- Морозова-Водяницкая Н.В.* К вопросу о растительной продуктивности Черного моря // Тр. ЗИН АН СССР. 1941. Т. 7, вып. 2. С. 140–157.
- Мягков Г.М.* Биоценозы ламинарий губы Чупа и сопредельных вод Белого моря // Гидробиология и биогеография шельфов и холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974. С. 94–95.
- Мягков Г.М.* Состав, распределение и сезонная динамика биомассы водорослей биоценоза ламинарий губы Чупа Белого моря // Вест. ЛГУ. Биология. 1975. № 3. С. 48–53.
- Надежин В.М.* Роль гидрологических факторов в продуктивности Белого моря // Вopr. ихтиологии. 1959. Вып. 10. С. 52–59.
- Надежин В.М.* Характерные особенности гидрологического режима Белого моря // Тр. ПИНРО. 1966. Вып. 17. С. 237–248.
- Надсон Г.А.* Об использовании морских водорослей преимущественно наших северных морей // Журн. Петроград. агроном. ин-та, 1921/22. С. 3–4.
- Наумов А.Д.* Вертикальное распределение и распространение *Portlandia arcuata* (Gray) в Белом море // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. М.: Наука. 1974. 97 с.
- Невесский Е.Н., Медведев В.С., Калинин В.В.* Белое море. Седиментогенез и история развития в голоцене. М.: Наука, 1977. 235 с.
- Ничипорович А.А.* Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). М.: Изд-во АН СССР, 1955. 284 с.
- Ничипорович А.А.* Рабочее совещание по вопросам измерения оптического излучения для целей метеорологии, физиологии и экологии растений // Физиология растений, 1960. Т. 7. С. 1–6.
- Новичкова-Иванова Л.Н.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 255 с.
- Оюхин И.П., Липинский М.А.* К вопросу о применении альгиновой кислоты беломорских ламинарий в качестве ос-
новы для пластмасс // Вopr. Белого моря. 1935. Сб. 1. С. 196–220.
- Очаковский Ю.И.* Свет в море. М.: Наука, 1970. 60 с.
- Паленичко З.Г.* Итоги комплексных исследований в Онежском заливе Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. 1957. Вып. 1. С. 15–43.
- Паленичко З.Г.* Жизнь Белого моря. Петрозаводск, 1968. 147 с.
- Пантюлин А.Н.* Некоторые особенности структуры вод Белого моря // Биология Белого моря. 1974. Т. 4, вып. 7. С. 7–13.
- Пастухова Л.Г.* Закономерности распределения биомассы на фашии скал и каменной литорали Гридинской губы Белого моря // Работы мор. биол. станции. 1948/49. Вып. 1. С. 58–63.
- Перестенко Л.П.* К биологии литоральной и сублиторальной зон материкового побережья Японского моря // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 10. С. 1545–1557.
- Перестенко Л.П.* Фитогеографические границы в северной части Тихого океана // Сб. Всесоюз. совещ. по мор. альгологии – макрофитобентосу. М.: ВНИРО, 1974. С. 99–101.
- Перцов Н.А.* К изучению обрастаний в Белом море // Биология Белого моря. 1974. Т. 4. С. 80–86.
- Петров И.А.* Беломорские водоросли и их использование в корм скоту // Тр. с.-х. секции Карел. НИИ. 1934. Т. 1, вып. 1. С. 18–24.
- Петров К.М.* Вертикальное распределение подводной растительности Черного и Каспийского морей // Океанология. 1967. Т. 7, вып. 2. С. 314–320.
- Петров Е.М.* Фитоценотический аспект изучения фитобентоса // Всесоюз. совещ. по мор. альгологии и макрофитобентосу. М., 1974. С. 102–103.
- Петров К.М.* Теоретические основы ландшафтного картирования дна морских мелководий // Картирование шельфов. Л., 1985. С. 3–8.
- Петров Ю.Е.* Состав и распределение водорослей на литорали Большого Соловецкого острова // Делегат. съезд. ВБО: Тез. докл. 1957. Вып. 5. С. 39–40.
- Петров Ю.Е.* Смена форм развития (чередование поколений) фукусовых водорослей и особенности их биологии размножения // Сб. Сес. учен. совета Белого моря. Петрозаводск, 1964. С. 38–39.
- Петров Ю.Е.* *Fucus distichus* L. emend; Powell и *F. evanescens* C. Ag. // Новости

- систематики низших растений. Л.: Наука, 1965. С. 64–69.
- Петров Ю.Е.* Новые для Белого моря виды зеленых и красных водорослей // Там же. 1967. С. 106–107.
- Петров Ю.Е.* Распределение морских бентосных водорослей как результат влияния системы факторов // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 7. С. 955–966.
- Петров Ю.Е.* Обзорный ключ порядков Laminariales и Fucales морей СССР // Там же. 1974. Т. 11. С. 153–169.
- Петров Ю.Е.* Отдел бурые водоросли (Phaeophyta) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977. С. 144–191.
- Пешеховко В.М., Титлянов Э.А.* Фотосинтез и прижизненные выделения органических веществ талломами некоторых морских прикрепленных водорослей // Сб. докл. Всесоюз. совещ. по мор. альгологии и макрофитобентосу. М., 1974. С. 106–107.
- Пешеховко В.М., Титлянов Э.А.* Экскреция, поглощение, транспорт по таллому органических веществ у анфельции // Биология анфельции. ДВНЦ АН СССР. 1980. № 21. С. 75–83.
- Плохинский Н.А.* Алгоритмы биометрии. М.: Изд-во МГУ, 1980. 151 с.
- Погребняк И.И.* Донная растительность лиманов северо-западного Причерноморья и сопредельных им акваторий: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Одесса: ОГУ, 1965. 40 с.
- Погребняк И.И., Островчук П.П.* О закономерностях распределения и продуктивности морской донной растительности Черного моря//Сб. докл. V делегат. съезда ВБО. 1973. С. 6.
- Постельс А., Рупрехт Ф.* Изображения и описания растений, собранных в Северном и Тихом океане. СПб., 1840. 180 с.
- Пропп М.В.* Фиордовая губа как модель морской экосистемы – регулирование продуктивности и способы ее повышения//Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974. С. 129–130.
- Прыгункова Р.В.* Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря//Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л.: Наука, 1974. С. 4–55.
- Пырина И.Л.* Интенсивность фотосинтеза у водорослей в связи с сезонной освещенностью//Тр. Ин-та биологии водохранилищ. 1959. Т. 1.
- Родин В., Базилевич А., Ремезов П.* Методические указания по изучению динамики наземного растительного покрова и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968. 45 с.
- Романкевич Е.А.* Геохимия органического вещества в океане. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Раймонт Дж.* Планктон и продуктивность океана. М.: Пищ. пром-сть, 1983. 568 с.
- Рутковская В.А.* Соотношение между суммарной и фотосинтетической активной радиацией над океанами//Метеорология и гидрология. 1972. № 9. С. 8–11.
- Рутковская В.А., Пелевин В.Н.* Суммарная фотосинтетическая радиация над океаном//Гидрофизические и оптические исследования в Индийском океане. М.: Наука, 1975. С. 81–88.
- Рабинович Е.* Фотосинтез. М.: Изд-во иностр. лит., 1951. 280 с.
- Сабинин Д.А., Шапова Т.Ф.* Темп роста, возраст и продукция *Cystoseira barbata* J.G.Ag. в Черном море//Тр. ИОАН СССР. 1954. Т. 8. С. 119–146.
- Савоськин Ю.М.* Основные черты гидрологического режима Онежского залива// Сб. Сес. Учен. совета Белого моря. Петрозаводск, 1963/64. Т. 2. С. 4–6.
- Савоськин Ю.М.* О влиянии льдов на условия обитания в литоральной зоне Белого моря//Исследования фауны морей. Л.: Наука, 1967. Т. 7(15). С. 197–202.
- Семенова Н.Л.* Распределение двустворчатого моллюска *Macoma baltica* (L.) в некоторых губах Кандалякского залива Белого моря // Биология Белого моря. 1974. Т. 4. С. 87–102.
- Силкин В.С.* Методы аквакультуры водорослей//Сб. докл. IV Всесоюз. совещ. по науч.-техн. пробл. марикультуры. Владивосток: ТИНРО, 1983. С. 137–138.
- Скопичев Б.А., Михайловская Л.П.* Йод в воде Белого моря//Тр. ГОИН. 1933. Т. 3, вып. 3. С. 77–85.
- Сорокин А.А., Ванюхин Б.И.* Ландшафтное исследование при картировании промысловых макрофитов, их распространение и запасы в Белом море // Белое море. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 1–12.
- Сукачев В.Н.* О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз// Вопр. географии. 1949. Сб. 16. С. 1–11.
- Сукачев В.Н.* Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии // Вопр. ботаники. 1954. Вып. 1. С. 10.

- Сукачев В.Н.* Общие принципы и программа изучения типов леса // Сукачев В.Н., Зони С.В., Мотовидов Г.М. Методические указания к изучению типов леса. М.: Наука, 1957. С. 1–50.
- Терехова Т.К.* Влияние степени прибойности и скорости течения на рост и развитие беломорских фукоидов // Гидробиология. 1972. Т. 8, № 2. С. 22–27.
- Терехова Т.К.* Сезонные изменения состояния слоевища и темпа роста беломорской *Laminaria saccharina* // Сб. Всесоюз. совещ. по мор. альгологии и макрофитобентосу. М.: ВНИРО, 1974. С. 124–125.
- Титлянов Э.А.* Адаптация бентических растений к свету. Значение света в распределении морских прикрепленных водорослей // Биология моря. 1976. № 1. С. 3–12.
- Тиховская З.П.* Сезонные изменения продуктивности и фотосинтеза *Laminaria saccharina* в губе Дальнезеленечкой Баренцева моря // ДАН СССР. 1940. Т. 29, № 2. С. 122–126.
- Тиховская З.П.* Первичная продуктивность фукоидов в губах Восточного Мурмана // Тр. Мурман. биол. станции. 1948. Т. 1. С. 164–188.
- Тиховская З.П.* Циклы жизни *Fucus vesiculosus* L.: на Восточном Мурмане // Там же. 1955. Т. 2. С. 94–107.
- Тихонов В.В.* Схема общей циркуляции вод Бассейна Белого моря и происхождение его глубинных вод // Тр. ГОИН. 1947. Т. 1 (13). С. 118–131.
- Толстикова Н.Е.* Методика исследования особенностей роста и продукции фукоидов в естественных условиях (Баренцево море) // Сб. Всесоюз. совещ. по мор. альгологии – макрофитобентосу. М.: ВНИРО, 1974. С. 129–130.
- Толстикова Н.Е.* Наблюдения за развитием *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* в течение года на литорали Восточного Мурмана // Дояная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука, 1980. С. 81–83.
- Успенская Г.Д.* Некоторые данные к флоре макрозоофитов района Великой Салмы (Кандалакшский залив Белого моря) // Тр. Кандалакш. заповедника. 1963. Вып. 4. С. 274–277.
- Фусек В.* Материалы об отрицательном движении берегов в Белом море и на Мурманском берегу // Зап. Рус. геогр. о-ва, СПб., 1891. Т. 25, № 1. С. 1–89.
- Федоров В.Д., Максимов В.Н.* Изучение первичной продукции водоемов методом планируемых добавок биогенных элементов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1967. № 4. С. 132–142.
- Федоров В.Д., Максимов В.Н., Хромов В.М.* Влияние света и температуры на первичную продукцию некоторых одноклеточных зеленых и диатомовых водорослей // Физиология растений. 1968. Т. 15, № 4. С. 185.
- Федоров В.Д., Семин В.А.* Связь первичной продукции с гидрохимическим режимом водоема (на примере Белого моря) // Океанология. 1970. Т. 12, вып. 2. С. 318–331.
- Федосов М.В., Ермаченко И.А.* Интенсивность образования и распада органического вещества в северных морях // Первичная продукция морей и внутренних вод. Мурманск, 1961. С. 40–46.
- Фельдман Н.Л., Завадская И.Г., Мотова М.И.* Исследование температурной устойчивости некоторых морских водорослей в природных условиях и в эксперименте // Цитология. 1960. Т. 5, № 2. С. 125–134.
- Хайлов К.М.* Прижизненное выделение органических веществ морскими макрофитами и экологические условия прибрежной зоны // Тр. Мурман. мор. биол. ин-та. 1964. Т. 5 (9). С. 49–56.
- Хайлов К.М.* Методы выделения и фракционирования внешних метаболитов морских водорослей: О химическом воздействии морских макрофитов на водную среду // Ботан. журн. 1967. Т. 43 (3). С. 338–347.
- Хайлов К.М., Завалко С.Е., Празукин А.Е.* и др. Альтернатива многоусловий марикультуры макрофитов: искусственное выращивание и оптимизация роста природных популяций // Сб. докл. IV Всесоюз. совещ. по науч.-техн. пробл. марикультуры. Владивосток: ТИРО, 1983. С. 19–20.
- Хлебович В.В.* О некоторых задачах стационарных гидробиологических исследований на Белом море // Исследования фауны морей. Л.: Наука, 1967. Т. 7. С. 5–8.
- Хромов В.М., Федоров В.Д.* Сезонное изменение первичной продуктивности в Белом море // Вестн. МГУ. Сер. 16, биология. 1970. С. 3.
- Хромов В.М., Федоров В.Д.* Сезонное изменение первичной продуктивности в Белом море // Вест. МГУ. Сер. 16, Биология. 1970. № 3. С. 15.

- Чернов В.К.** Водоросли Белого моря и их хозяйственное использование. Петро-заводск, 1940 (1945). 29 с.
- Чепмен В.** Морские водоросли и их использование. М.: Изд-во иностр. лит., 1953. 284 с.
- Чапков А.С.** Сравнительная характеристика альгината натрия из цистозиры и ламинарий // Рыб. хоз-во. 1966. № 7. С. 10.
- Чапко А.С.** Искусственное разведение водорослей // Промысловые водоросли СССР. М.: Пищ. пром-сть, 1971. С. 226–235.
- Шенников А.П.** Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с.
- Ширшов П.П.** Опыт определения продуктивности полярных морей по фотосинтезу // Науч. результаты работ экспедиции на "Челюскине" в лагере Шмидта. М., 1938. С. 237–247.
- Ширшов П.П.** Очерк распределения водорослей в Крестовой губе на Новой Земле // Избранные труды. М.: Наука, 1982. С. 49–73
- Шюшина Е.В.** О размножении *Ahnfeltia plicata* Fries в Белом море // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л.: ЗИН АН СССР, 1982. С. 90.
- Шюшина Е.В.** О сроках размножения массовых видов красных водорослей в Белом море // Проблемы изучения рационального использования и охраны прибрежных ресурсов Белого моря. Мурманск: ПИНРО, 1985. С. 196.
- Шулейкин В.В.** Физика моря. М.: Наука, 1968. 210 с.
- Шапова Т.Ф.** Биполярное распространение некоторых видов бурых водорослей // ДАН СССР. 1946. Т. 52, № 5. С. 453–456.
- Шапова Т.Ф.** Географическое распространение представителей *Laminariales* в северной части Тихого океана // Тр. Ин-та океанологии. 1948. Т. 2. С. 89–138.
- Шапова Т.Ф.** Филлофора Черного моря // Там же. 1954. Т. 11. С. 3–35.
- Шапова Т.Ф.** Литоральная флора материкового берега Японского моря // Там же. 1957. Т. 23. С. 61–86.
- Щербатов А.П.** Продуктивность прибрежных макрофитов Глубокого озера // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1950. Т. 2. С. 69–78.
- Якобсон Р.П.** Отчет по обследованию Онежского бассейна и по поездке на Мурман и Новую Землю в навигацию 1912 г. СПб., 1914. 57 с.
- Ярошенко П.Д.** Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 449 с.
- Яружинский Ф.** Факты и индукции в пользу теории Ловека. СПб.: Знание, 1873. Кн. 1. С. 26–60.
- Ярцева И.А.** Некоторые данные по физиологии черноморской филлофоры // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослевой пром-сти СССР. Архангельск, 1962. 113 с.
- Ярцева И.А., Возжинская В.Б., Соловьева О.Л., Каминер К.М.** Физиологическая характеристика некоторых фукоидов Белого и Японского морей // Тр. ВНИРО. 1977. Т. 74. С. 77–80.
- Яценко Г.К.** Кислородный обмен и фотосинтетические пигменты черноморской уцозиры // Физиология растений. 1963. Т. 10, № 6. С. 661–666.
- Börjesen I., Jonsson H.** The distribution of the marine algae of the arctic Sea and of the northernmost part of the Atlantic. Botany // J. Faeroes. 1905. Vol. 3. P. 1–28.
- Burrows E.M.** An experimental assessment of some of characters used for specific delimitation in the genus *Laminaria* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1964. Vol. 44. P. 137.
- Blum John L.** The influence of water currents on the life functions of algae // Ann. N.Y. Acad. Sci. 1963. Vol. 108, N 2. P. 353–358.
- Buesa R.J.** Photosynthetic Quotient of Marine Plants // J. Photosynthica. 1980. 14(3), p. 337–342.
- Chapman V.J.** The Algae. L.; N.J.: Pergamon press, 1962. 628 p.
- Chapman D.J., Tocher K.D.** Occurrence and production of carbon monoxide in some brown algae // Canad. J. Bot. 1966. Vol. 44, N 10. P. 1438–1442.
- Clendening K.** Primary organic productivity in giant kelp beds areas // Univ. Cal. Inst. Mar. Resour. 1960. (IMR) Ref. Vol. 60, N 2. 1960. P. 1–20.
- Chen L.C.M., Taylor A.R.A.** Investigations of distinct strains of *Chondrus crispus*. St. II. Culture studies // J. Bot. Magaz. 1980. Vol. 23, N 7. P. 441–448.
- Dawson E.Y.** Marine Botany. N.Y.: Pergamon press, 1966. 371 p.
- Doty M.S.** The standing crops of benthic frondose algae at Waikiki Beach, 1966–1969 // Haw Bot. Sci. Pap. 1969. N 11. P. 282.
- Doty M.S.** Antecedent event influence on

- benthic marine algae standing crops in Hawaii // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 1971. Vol. 6. P. 161–166.
- Duddington C.L.** Seaweeds and Other Algae. Faber, 1964. 207 p.
- Ehrke G.** Die Einwirkung der Temperatur und des Lichtes auf das Atmung und Assimilation der Meeresalgen // *Ztschr. wiss. biol. Abt. E. Planta.* 1929. Bd. 9. S. 631–638.
- Ehrke G.** Über die Wirkung der Temperatur und des Lichtes auf die Atmung und Assimilation einiger Meeres und Süßwasser-algen // *Planta.* 1931. Bd. 13. S. 221–310.
- Ehrke G.** Über die Assimilation komplementär gefärbter Meeresalgen im Lichte von verschiedenen Wellelängen // *Ibid.* 1932. Bd. 17. S. 650–680.
- Fletcher R.L.** The life history of *Rhodophyema georgii* in laboratory culture // *J. Mar. Biol.* 1976. Vol. 31, N 4. P. 299–304.
- FAO: Yearbook of Fishery Statistics. 1984. Vol. 54. P. 220–223.
- Gessner F.** *Hydrobotanik.* B., 1955. Bd. 1. 315 S.
- Gessner F.** General aspects in marine plant-geography // *Univ. Stud. Sci. and Technol.* 1965. Vol. 2, N 3. P. 1–10.
- Gmelin S.G.** *Hisztoria fucorum Petropoli.* 1768. 239 p.
- Gregory M.C.** On the life history of *Gymnogongrus*, *Griffittsia* and *Ahnfeltia plicata*. Fries // *J. Linn. Soc. London.* 1934. Vol. 49. 331 p.
- Hoek C. van den.** Phytogeographical provinces along the coast of the northern Atlantic Ocean // *Phycologia.* 1975. Vol. 14. P. 317–330.
- Jorde J.** Algae associations of a coastal area south of Bergen Norway // *Sarsia.* 1966. Bd. 23.
- Jorde J., Klavestad N.** The natural history of the Hardangerfjord. 4: The benthonic algal vegetation // *Ibid.* 1963. Bd. 9. S. 1–99.
- Haxo F.T., Blinks L.R.** Photosynthetic action spectra of marine algae // *J. Genet. Physiol.* 1950. Vol. 33. P. 12–20.
- Kain J.M.** Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. II: Age, Neight and length // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 1963. Vol. 43. P. 129–151.
- Kain J.** Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. III: Survival and growth of gametophytes // *Ibid.* 1964. Vol. 44. P. 415–433.
- Kain J.M.** Populations of *Laminaria hyperborea* at various latitudes // *Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch.* 1967. Bd. 15, N 1/4. S. 489–498.
- Kain J.M.** Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. I–IV // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 1965. P. 319–333.
- Kain J.M.** Continuous recording of underwater light in relation to *Laminaria* distribution // 4th Europ. Mar. Biol. Symp. Cambridge, 1971. P. 335–346.
- Kanwisher J.W.** Photosynthesis and respiration in some seaweeds // *Some Contemporary Studies in Marine Science.* L., 1966. 11 p.
- Kjellman F.R.** *The Algae of the Arctic Sea.* Stockholm, 1883. P. 83.
- Kjellman F.R.** Bidrag till kannedom of Kariska hafvers, algevegetation // *Ofvers. K. Svenske Vet. Acad. forhvard,* 1877. N 2. S. 19–30.
- Kjellman F.R.** Algenregionen und Algenformation // *Bih. K. Svenske Vet. Akad. Handl.* 1878. Bd. 5, N 6. S. 3–36.
- Kristensen J.** Surf influence on the thallus of Fucoids and the Raft of Desiccation // 2th Europ. Symp. Mar. Biology. 1968. P. 34–35. Stockholm.
- Kristiansen A.** A seasonal study of the marine algal vegetation in Tuborg Harbour, the Sound Denmark // *Bot. tidsskr.* 1972. Bd. 67, N 3. P. 201–244.
- Lawson G.W.** Seasonal variation of intertidal zonation on the coast of Ghana in relation to tidal factors // *J. Ecol.* 1957. Vol. 45. P. 831–860.
- Leach J.** Epibenthic algal production in an intertidal mudflat // *Limnol. and Oceanogr.* 1970. Vol. 15, N 4.
- Lewring T.** Summer daylight and the photosynthesis of marine algae // *Medd. Oceanogr. inst. Göteborg.* 1947. Bd. 5. S. 1–90.
- Lewring T.** Some modern aspects of growth and reproduction in marine algae in different regions // *Publ. Union Intern. Sci. Biol. B.* 1958. N 24. P. 57–65.
- Lewring T.** Submarine light and algal shore zonation // *Light Ecology Factor.* Oxford: Blackwell, 1966. P. 305–318.
- Lewring T.** Photosynthesis of some marine algal in clear tropical oceanic water // *Bot. mar.* 1968. Vol. 11. P. 1–4.
- Lund S.** On the production of matter and the growth in some benthic plants // *Rep. Dan. biol. Stat.* 1936. Vol. 41. P. 37–52.
- Lüning K.** Seasonal growth of *Laminaria hyperborea* under recorded underwater light conditions near Helgoland // 4th

- Europ. Mar. Biol. Symp. Cambridge, 1971.
- Leah S., Smith A., Petersen.* Piffals in III World Aquaculture Development // J. Ocean. 1982. Vol. 25. P. 31–39.
- Mann K.H.* Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic Coast of Canada. I: Zonation and biomass of seaweeds // Mar. Biol. 1972. Vol. 12, N 1. P. 1–10.
- Mann K.H.* Seaweeds: their productivity and strategy for growth // Science. 1973. Vol. 182, N 4116. P. 975–981.
- Marshall K.* Marine Food Chains. Berkeley: Univ. Cal. press, 1970. P. 266.
- Marshall N., Oviatt C., Skauen D.* Productivity of the benthic microflora of shore estuarine environments in Southern New England // Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1971. Bd. 56, N 6.
- Mikami H.* A systematic study of the Phylloporaceae and Gigartinaceae from Japan and its vicinity // Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1965. Vol. 5. P. 2–10.
- Miyabe K., Nagai M.* Laminariaceae of the Kurile Islands // Trans. Sapp. Natur. Hist. Soc. 1933. Vol. 12, pt 2. 211 p.
- Molnir R.* Etude des biocénoses marines du Cap // Corse Vegetatio. 1959. Vol. 9.
- Molinier R.* Cartes des associations végétales terrestres et des biocénoses marines dans le Sud-Est de la France // Colloq. intern. CNRS. 1961. N 97. P. 157–168.
- Moss B.* Growth and regeneration of *Fucus vesiculosus* in culture // Brit. Phycol. Bull. 1964. Vol. 2. P. 5–6.
- Miyabe K.* On the Laminariaceae of Hokkaido // J. Sapp. Agr. Coll. 1957. Vol. 1. P. 1–50.
- Nagai M.* Marine algae of the Kurile Islands. I–II // J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 1940–1941. Vol. 46, N 1/2. P. 1–180.
- Neushul M.* Scuba diving studies of the vertical distribution of benthic marine plants: Botanica Gothoburgensia. III // Rep. 5th Mar. Biol. Symp. 1965.
- Neushul M., Haxo F.T.* Studies of the giant kelp, *Macrocystis*. I: Growth of young plants // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50, N 4. P. 349–353.
- North W.L.* Life-span of the fronds of the giant kelp, *Macrocystis pyrifera* // Nature. 1961. Vol. 190. P. 47–82.
- Nygaard G.* On the productivity of the bottom vegetation in lake gsane Lango // Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol. 1958. Bd. 13. S. 144–155.
- Parke M.* Studies on British Laminariaceae. I: Growth in *Laminaria saccharina* (L.) // Mar. Biol. Assoc. U.K. 1948. Vol. 27. P. 601–709.
- Parker J.* Seasonal changes in coldhardiness of *Fucus vesiculosus* // Biol. Bull. 1960. Vol. 119, N 2, P. 474–478.
- Peres J.M.* La vie dans l'Océan. P., 1966. 360 p.
- Primary Productivity in Aquatic Environment / Ed. Goldman. Los Angeles, 1969.
- Printz H.* Recuperation and recolonisation in *Ascophyllum* // Sec. Intern. Sci. Symp. 1955.
- Printz H.* Investigations of the failure of recuperation and repopulation in cropped, *Ascophyllum areas* // Abh. utgitt. av Det. norske Vidensk. Akad. Oslo, 1959. Bd. 1, N 3.
- Printz H.* Phenological studies of Marine algae along the Norwegian coast // Ibid. N 4.
- Remane A.* Verteilung und Organisation der pentuonischen Mikrofauna der Kieler Bucht // Wiss. Meeresunters. Alt. Kiel. 1933. Bd. 21.
- Rosenvinge K.* The reproduction of *Ahnfeltia plicata* // Biol. Medd. Det. Jgl. Danske. Vidensk. Selska. 1931. Vol. X, N 2.
- Rowe G.T.* Benthic biomass and surface productivity // Fertil. Sea. 1971. Vol. 2. P. 8–20.
- Ryther J.H., Yentsch G.S.* Primary production on continental shelf water of New York // Limnol. and Oceanogr. 1958. Vol. 3, N 3. P. 327–335.
- Scagel R.F.* Marine plant resources of British Columbia // Publ. Fish. Res. Board Canada. 1961. 51 p.
- Setchell W.A.* The low of temperature connected with the distribution of the marine algae // Ann. Mo. Bot. Gard. 1914–1915. Vol. 7. P. 187.
- Setchell W.A.* Geographical distribution of the marine algae // Science. Ser. 45. 1917. Vol. 2, N 1157. P. 198–204.
- Setchell W.A.* The temperature interval on the geographical distribution of marine algae // Ibid. 1920. N 52. P. 187–190.
- Shepherd S.A., Womersley H.B.S.* The sublittoral ecology of West Island, South Australia. I: Environmental features and the algal ecology // Trans. Roy. Soc. South Austral. 1970. Vol. 94. P. 105–138.
- Smith G.M.* The marine algae of the Monterey Peninsula. California, 1944. P. 479.
- Smith R.M.* Sullittoral ecology of marine algae on the north Wales coast // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1967. Bd. 15, N 1/4. P. 467–479.
- Stephen J.C., Hsiao, Druehl L.* Environmental

- control of gametogenesis in *Laminaria saccharina*. IV // *J. Phycol.* 1970. Vol. 9, N 2. P. 160–164.
- Stephenson T.A., Stephenson A.* Life between Tidemarks on Rocky Shores. Pergamon press, 1972. 357 p.
- Sundene O.* The algal vegetation of Oslofjord. *Sci // Norske vidensk. akad. Oslo.* 1953. N 2. S. 244.
- Sundene O.* The Ecology of *Laminaria Digitata* in Norway in View of Transplant Experiments. Oslo: Inst. Mar. Biol., 1964. P. 155–174.
- Strickland J.D.H.* Measure the production of marine phytoplankton // *Bull. Fish Res. Canada*, 1960. N 122. P. 613.
- Svedelius N.* Über die Algenvegetation eines ceylonischen Korallenriffes mit besonderer Rücksicht auf ihre Periodizität // *Bot. Stud. tillägnade. F. Kjellman. Wiksells Boktrycker.* 1906. S. 184–220.
- Taniguti M.* Distribution theory of marine algal community in Japn. I. 藻類の分布理論 // *Med. and Biol. Eng.* 1961. Vol. 58, N 5. P. 169–171.
- Taniguti M.* Phytosociological study of marine algae in Taiwan // *Bull. Mie Univ.* 1976. Vol. 27. P. 51–57.
- Taylor W.R.* The cryptogamic flora of the Arctic. II: Algal: Non-planctonic // *Bot. Rev.* 1954. Vol. 20, N 6/7. P. 363–399.
- Taylor W.R.* Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the America // *Ann. Arbor Press Mich. USA*, 1960. 870 p.
- Tokida W.* Light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms // *Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch.* 1964. Bd. 10, N 1.
- Tokida J.* The marine algae of Southern Saghaliën // *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 1954. Vol. 2, N 1.
- Teng C.K.* Some remarks on the kelp cultivation industry of China // *Intern. Gas. Res. Conf.* 1981. P. 728–733.
- Walker F.T., Richardson W.D.* The Laminariaceae of north Shapinsay Orkney islands; changes from 1947 to 1956 // *J. Mar. Res.* 1956. Vol. 15, N 2. P. 123–133.
- Walker F.T., Richardson W.D.* Survey of the Laminariaceae of the island Arran: changes from 1952 to 1955 // *J. Ecol.* 1957. Vol. 45, N 1. P. 225–232.
- Wassman E.R., Ramus J.* Primary-production measurements for the Green Seaweed *Codium fragile* in Long Island Sound // *Mar. Biol.* 1973. Vol. 21. P. 289–297.
- Willenbrink J., Schmitz K., Luning K.* Aspects of phloem transport in macrophytes // XII Intern. Bot. Congr.: Abstr. 1975. Vol. 2.
- Williamson M.* The Analysis of Biological Populations. L., 1972. 260 p.
- Wilcox H.A.* The ocean as supplier of food and energy // *Experientia.* 1982. Vol. 38, N 1. P. 18.
- Whitford L.A., Kim Ch.S.* The effect of light and water movement on some species of marine algae // *Rev. algol.* 1966. Vol. 8, N 3. P. 251–254.
- Widdowson T.B.* A survey of the distribution of Intertidal Algae along a Coast Transitional in Respect of Salinity and Tidal Factors // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1965. Vol. 22, N 6.
- Zhang R.* Study of the growth and development *Laminaria japonica* // *Proc. XI Intern. Seaweed Symp. Tsingtao*, 1983. P. 285.
- Yokohama Y.* A comparative study on photosynthesis – temperature relationships and their seasonal changes in marine benthic algae // *Intern. Rev. Hydrobiol.* 1973. Vol. 58, N 4.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
История исследований донной флоры Белого моря	4
Глава I	
Материал и методика исследований	7
Стационарные исследования	10
Типы опытных площадок	10
Определение возраста макрофитов	12
Определение средних значений биомассы и площади занимаемого дна	13
Статистическая обработка материала	13
Изучение кислородного обмена (фотосинтеза и дыхания) водорослей	14
Постановка опыта	14
Расчет кислородного обмена	15
Выбор объекта, подбор навески в опытах, времени экспозиции	15
Определение растворенного органического вещества (РОВ) и органического углерода (C_{org})	17
Глава II	
Видовой состав донной флоры	18
Таксономическая характеристика и флористический состав	18
Фитогеографическая характеристика и особенности донной альгофлоры	20
Состав водорослей по берегам Белого моря	21
Сравнение с альгофлорой других морей	23
Глава III	
Донная растительность	24
Структура растительности прибрежных зон	24
Классификация морской донной растительности	26
Схема донной растительности	27
Фитоценотическая структура донной растительности	28
Описание растительных ассоциаций Белого моря	29
Особенности горизонтального распределения донных макрофитов на берегах Белого моря	38
Общая характеристика прибрежных зарослей макрофитов Белого моря и структуры дна	41
Особенности вертикального распределения макрофитов	45
Глава IV	
Сезонная динамика растительного покрова морских прибрежий	49
Зимний период	49
Весенний период	50
Летний период	56
Осенний период	65
Обсуждение биологических сезонов в донной флоре и растительности Белого моря	67
Сезонная динамика видового состава альгофлоры	67
Особенности распределения водорослей на северо-восточных берегах Белого моря	69

Сезонная динамика валовой продукции, биомассы, элиминации донной растительности	70
Мониторинг донных водорослей Белого моря (по результатам наблюдений 1965–1984 гг.)	72
Влияние межгодовых климатических факторов на развитие водорослей	77
Глава V	
Биология доминантов растительности	79
Ламинарии	79
Общая характеристика	79
Структура зарослей	87
Размножение беломорских ламинарий	89
Рост пластины спорофитов	96
Возрастная изменчивость некоторых продукционных характеристик спорофитов	102
Фукусовые	105
Общая характеристика	105
Возрастная структура популяций, рост, размножение, продукция, численность	111
Анфельция	118
Общая характеристика	118
Некоторые массовые виды бурых водорослей	121
Общая характеристика	121
Некоторые общие закономерности развития бурых нитчатых водорослей	129
Глава VI	
Продукция донных макрофитов	131
Расчет валовой продукции водорослей	132
Некоторые закономерности кислородного обмена макрофитов	136
Реальная годовая продукция	142
Годовая динамика продукционных процессов	145
Реальная продукция водорослей	147
Сравнение расчетов продукции многолетних водорослей	149
Растворенное органическое вещество (РОВ)	152
Роль макрофитов в осадконакоплении прибрежной зоны	154
Энергетический баланс	155
Общая оценка продуктивности донных водорослей	156
Глава VII	
Практическое значение донных макрофитов Белого моря, рациональное использование и охрана его ресурсов, марикультура	159
Перечень применения донных макрофитов	159
Запасы донных макрофитов, имеющих практическое значение	161
Воздействие антропогенного фактора на донную растительность	163
Добыча водорослей	164
Рекомендации по рациональному использованию водорослей, охрана ресурсов в Белом море	165
Марикультура донных макрофитов	166
Ламинарии	167
Анфельция	169
Заключение	172
Литература	174

**Вера Борисовна
Возжинская**

**ДОННЫЕ
МАКРОФИТЫ
БЕЛОГО
МОРЯ**

*Утверждено к печати
Институтом океанологии им. П.П. Ширшова
Академии наук СССР*

Редактор издательства *А.М. Гидалевич*
Художник *М.Л. Храмцов*
Художественный редактор *Н.А. Фильчагина*
Технический редактор *О.В. Аредова*
Корректор *Е.Н. Сафронникова*

Набор выполнен в издательстве
'на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 31408

Подписано к печати 28.08.86. Т – 15623
Формат 60 X 90 1/16. Бумага офсетная № 1
Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная
Усл.печл. 12,0 + 0,2 вкл. Усл.кр.-отт. 12,5
Уч.-изд.л. 14,8. Тираж 700 экз.
Тип.зак. 666. Цена 2р.20к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485,
Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

В. Б. Возжинская

Донные макрофиты



Белого моря

Донные макрофиты (водоросли и травы), опоясывающие прибрежные зоны Мирового океана — естественный защитный фон и источник ценных питательных органических веществ для населения шельфа (беспозвоночных и рыб).

Богато представлены макрофиты на Русском Севере — в Белом море, где из них добывают вещества, широко используемые в различных отраслях народного хозяйства. Изучена биология наиболее перспективных водорослей (ламинарий, фукусов, анфельсий).